

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA DYNAMIQUE DE LA PYRALE TUBICOLE (*ACROBASIS BETULELLA*  
HULST) SUR UN HABITAT FRAGMENTÉ: LE CONCEPT DE  
MÉTAPOPULATION ET L'HYPOTHÈSE DE LA CONCENTRATION DES  
RESSOURCES

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

MARC-ANDRÉ MARTIN

NOVEMBRE 1994





**Cégep** de l'Abitibi-Témiscamingue  
**Université** du Québec en Abitibi-Témiscamingue

### **Mise en garde**

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

## REMERCIEMENTS

Je désire remercier incessamment ma directrice, Naomi Cappuccino, pour sa collaboration active et ses commentaires pertinents autant lors de l'expérimentation, que lors de la rédaction du présent manuscrit. Je profite de l'occasion pour remercier également toutes les personnes qui m'ont aidé sur le terrain soit: Claude Godin, Diane Grenier, Sandra Gagnon, Dominique Ducharme, Sophie St-Louis, Denis Lavertu, Jean-François Dubuc, ainsi que la participation grandement appréciée de Patrick Carrière. Je remercie mes parents et amis(es), et ma compagne Sonya Laramée, qui m'ont appuyé et encouragé à tous les moments de ce cheminement. Tous les membres et amis(es) du Groupe de Recherche en Écologie Forestière (GREF) qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de cette étude, notamment Michel Fortin, méritent également mes sincères remerciements. Je désire remercier et souligner l'excellent travail des gens du Centre de Recherches Biosystématiques d'Agriculture Canada, qui ont bien voulu identifier nos espèces de parasitoïdes.

## RÉSUMÉ

La dynamique des populations d'insectes phytophages est grandement influencée par la fragmentation des écosystèmes forestiers. De cette constatation, surgit deux grands concepts écologiques, soit 1) le concept de métapopulation qui promouvoit la stabilité et la persistance à l'échelle régionale d'un ensemble de sous-populations, et 2) l'hypothèse de la concentration des ressources, qui tente d'expliquer l'abondance d'un herbivore spécialiste par la quantité, l'homogénéité et la proximité de sa ressource au sein d'une parcelle d'habitat. Dans cette étude, nous avons vérifié comment la dynamique d'un spécialiste du bouleau, la pyrale tubicole (Lepidoptera: Pyralidae) et de ses parasitoïdes sur les îles du lac Duparquet en Abitibi (d'une superficie de 50 km<sup>2</sup>), permet de répondre à ces deux concepts écologiques. À l'été 1992, nous avons amené à l'extinction les populations de pyrales tubicoles sur 12 îles du lac et 3 sites distribués sur les berges. L'année suivante (1993), nous avons observé la recolonisation subséquente. Parallèlement, la densité de la pyrale tubicole et le taux de parasitisme ont été suivis de 1991 à 1993 sur 16 îles et 5 berges témoins. En dépit d'une baisse de la population "régionale" de pyrale tubicole entre 1992 et 1993, nous avons observé un important taux de recolonisation (environ 50%) des sites expérimentaux. Le changement de densité entre ces deux années sur les sites expérimentaux ne diffère pas significativement des sites témoins. Les densités avant extinction (1992) et après recolonisation (1993) sont positivement corrélées avec l'isolement des parcelles. Ces résultats témoignent d'un taux de dispersion élevé entre les sous-populations du système. Nos résultats indiquent que la dynamique de la pyrale tubicole, à l'échelle du système étudié, est davantage celle d'une simple population sur un habitat fragmenté, que celle d'une métapopulation. Aucune des caractéristiques végétales des parcelles (ex. l'abondance de bouleau) ne semblent influencer la performance de la pyrale tubicole (densité) et de ses parasitoïdes (taux de parasitisme), et ce autant avant extinction (1992) qu'après recolonisation (1993). L'hypothèse de la concentration des ressources et celle des ennemis naturels ne sont également pas supportées par la présente étude.

**Mots clés:** Fragmentation, *Acrobasis betulella*, métapopulation, extinction-recolonisation, concentration des ressources, dispersion, relation hôte-parasitoïdes.



## TABLES DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTES DES FIGURES ET TABLEAUX.....	vi
INTRODUCTION.....	1
1. Le concept de métapopulation.....	3
2. Hypothèse de la concentration des ressources.....	7
2.1 La quantité et l'homogénéité de la ressource.....	7
2.2 La superficie et l'isolement des parcelles.....	9
MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	11
Système et espèces à l'étude.....	11
Méthodologie.....	14
1. Extinction expérimentale et estimation de la densité des sous-populations de la pyrale tubicole.....	14
1.1 Efficacité des extinctions.....	16
2. Identification des parasitoïdes généralistes.....	17
3. Survie et capacité d'établissement de la pyrale tubicole sur les sites.....	17
4. Caractérisation des sites expérimentaux.....	19
4.1 Les caractéristiques végétales.....	19
4.2 Le coefficient d'isolement des parcelles.....	20

RÉSULTATS.....	21
1. Densité des sous-populations de la pyrale tubicole sur les sites expérimentaux et témoins.....	21
2. Réponse des parasitoïdes aux densités de la pyrale tubicole.....	25
3. Réponses de la pyrale tubicole et des parasitoïdes aux caractéristiques des parcelles d'habitats.....	28
4. Mortalité des jeunes larves introduites sur les sites expérimen- taux et témoins.....	33
DISCUSSION.....	35
1.1 La dynamique de la pyrale tubicole et le concept de métapopulation.....	35
1.1.1 Absence de sous-population persistante.....	35
1.1.2 Des parcelles d'habitat potentiellement recolonisables..	36
1.1.3 Des sous-populations discrètes dans l'espace.....	38
1.1.4 L'asynchronie des fluctuations locales.....	40
1.2 La relation pyrale tubicole-parasitoïdes et le concept de métapopulation.....	42
1.3 Conclusion.....	44
2.1 L'hypothèse de la concentration des ressources: la réponse de la pyrale tubicole.....	45
2.2 Hypothèse des ennemis naturels: la relation entre la pyrale tubicole et ses parasitoïdes.....	48
2.3 Conclusion.....	49
CONCLUSION GÉNÉRALE ET AUTRES COMMENTAIRES.....	50
BIBLIOGRAPHIE.....	53
ANNEXE.....	59

## LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

Figure	Page
1. Carte du lac Duparquet illustrant la position relative des sites expérimentaux et témoins.....	12
2. Régression linéaire de la densité de la pyrale tubicole en 1992, sur les sites expérimentaux et témoins, en fonction de la superficie des parcelles.....	22
3. Fluctuations annuelles des 16 sous-populations témoins de pyrales tubicoles pour les années 1991 à 1993.....	24
4. Comparaison de la réponse du parasitisme en fonction de l'extinction de la pyrale tubicole.....	27
5. Régression de la recolonisation effective par la pyrale tubicole, sur les sites ayant connu une extinction, en fonction des densités sur ces mêmes sites avant perturbation.....	29
6. Relation entre les densités de la pyrale tubicole avant extinction et après recolonisation, selon l'isolement des parcelles expérimentales.....	32

### Tableau

1. Influence des caractéristiques des parcelles expérimentales sur, les densités de pyrales tubicoles et le taux de parasitisme, pour les années 1992 et 1993.....	30
2. Taux de disparition des larves de la pyrale tubicole sur les sites expérimentaux et témoins, pour les années 1992 et 1993.....	34

### Annexe

1. Liste des parasitoïdes observés chez la pyrale tubicole du bouleau ( <i>Acrobasis betulella</i> , Hulst.) en 1992 et 1993.....	59
---	----

## INTRODUCTION

Les activités humaines telles l'agriculture et l'exploitation forestière, ainsi que les perturbations naturelles comme le feu, ont pour effet de modifier la structure des écosystèmes forestiers à l'échelle du paysage. Des vastes étendues de végétation initiales, on observe maintenant une mosaïque de fragments de forêt variant en taille et en degré d'isolement. En plus de diminuer la quantité d'habitats pour les insectes phytophages forestiers, cette fragmentation subdivise les populations initiales en sous-populations. L'importance de la structure spatiale dans la dynamique des populations naturelles est maintenant acceptée par la majorité des écologistes des populations (Kareiva 1983, Hasting 1991). La compréhension de la dynamique des populations sur un habitat fragmenté occupe maintenant une place importante dans un cadre de biologie de conservation et de gestion du territoire.

L'incidence de la structure spatiale et de la composition de l'habitat sur la dynamique des insectes phytophages a principalement donné naissance à deux concepts écologiques au début des années 70, soit les métapopulations (Levins 1970) et l'hypothèse de la concentration des ressources (Root 1973). Il est important de préciser que ces concepts ne visent pas les mêmes objectifs et qu'ils se distinguent principalement par l'échelle spatiale à laquelle ils s'appliquent. Le concept de métapopulation prétend qu'il est possible d'observer la stabilité et la persistance d'une espèce à l'échelle régionale, résultat d'un équilibre entre le taux d'extinction et de recolonisation des sous-populations la composant (Murdoch et al. 1985, Kareiva 1987, Crespi et Taylor 1990, Reeve 1988, 1990, Taylor 1991, Walde 1991). L'hypothèse de la concentration des ressources tant qu'à elle, suggère que la densité d'un insecte phytophage spécialiste sur une parcelle est davantage régie par les caractéristiques intrinsèques de l'habitat telles: l'isolement, la superficie et la densité de la ressource, ainsi que l'homogénéité de cette dernière dans la composition végétale (Kareiva 1983).

L'objectif général du présent mémoire consiste à vérifier comment la dynamique d'un insecte phytophage sur un habitat fragmenté à l'échelle régionale, permet de répondre à ces deux concepts écologiques. Pour atteindre cet objectif, nous avons étudié la dynamique de la pyrale tubicole du bouleau, *Acrobasis betulella* (Hulst), sur un habitat fragmenté constitué d'îles sur le lac Duparquet en Abitibi. En plus d'être un lépidoptère spécialiste du bouleau à papier, la pyrale tubicole possède la caractéristique de se développer à l'intérieur d'un abri constitué de plusieurs feuilles liées ensemble. Les caractéristiques de cette espèce et l'échelle de la fragmentation des îles sur le lac, en font un système idéal dans le cadre d'une étude sur la fragmentation d'habitats.

## 1. Le concept de métapopulation

La perception d'équilibre des systèmes écologiques a toujours connu une part de scepticisme par bons nombres d'écologistes (DeAngelis et Waterhouse 1987). Cette insatisfaction ne résulte pas de la question fondamentale de la stabilité d'un système, mais de la validité de définir l'existence d'un état d'équilibre à tous les systèmes, qu'ils soient fondamentalement stables ou instables (DeAngelis et Waterhouse 1987). Une école de pensée qui origine principalement des travaux de Andrewartha et Birch (1954) met l'accent sur l'effet des facteurs abiotiques (ex. la fragmentation de l'habitat, la stochasticité environnementale, etc.) pour expliquer la stabilité et la persistance de certaines populations d'insectes.

C'est dans cette lancée que Levins (1969, 1970) suggère le concept de "métapopulation", ou population de populations. L'idée est qu'il est possible d'observer la stabilité et persistance de l'espèce à l'échelle régionale, en dépit de l'instabilité des fluctuations locales au sein de chacune des sous-populations. Cet état de stabilité et de persistance est possible aussi longtemps que les fluctuations locales sont asynchrones à l'échelle de la métapopulation, et que la dispersion permet un équilibre entre le taux d'extinction et de recolonisation des sous-populations (Levins 1970, Gurney et Nisbet 1978, Taylor 1990). La distribution spatiale des sous-populations à l'intérieur d'une métapopulation peut prendre différentes structures et chacune implique une dynamique intrinsèque très différente (Harrison 1991, Taylor 1991). On retrouve parmi ces assemblages: 1) la "vraie" métapopulation où toutes les sous-populations sont essentiellement similaires (ex: superficie, nombre d'individus) et que la survie de chacune dépend de façon équivalente de la dispersion des individus. 2) La structure îles-berges, où seulement les sous-populations en périphérie d'une population importante et persistante, dépendent d'immigrants provenant de cette dernière. 3) La structure d'une population unique qui se distribue sur un habitat fragmenté, où les échanges sont trop

importants pour attribuer le terme de sous-populations locales aux individus occupant ces parcelles.

L'intérêt écologique n'est pas seulement de constater que les sous-populations fluctuent de façon asynchrone, mais de comprendre comment cette asynchronie peut survenir et être maintenue. La fragmentation qui limite les échanges entre les différentes sous-populations, les fluctuations spatio-temporelles des sous-populations générées par la dispersion et la stochasticité des variables environnementales, sont des éléments qui favorisent l'asynchronie du système (Crowley 1981, Reeve 1988, 1990, Taylor 1990). En plus du fait de contribuer à l'asynchronie des sous-populations, la dispersion permet une recolonisation des sous-populations spatialement isolées, et permet d'éviter l'extinction de certaines sous-populations en déclin grâce au recrutement d'individus provenant des populations adjacentes (Brown et Kodric-Brown 1977, Harrison et al. 1988, Harrison 1989, 1991, Ebenhard 1991).

Le modèle de Levins visait à l'origine la dynamique d'une espèce unique, mais les travaux en laboratoire (Huffaker 1958, Pimentel et al. 1963), et les modèles mathématiques (Crowley 1981, Morrison et Barbosa 1987, Pacala et al. 1990, Reeve 1990, Taylor 1988, 1990) portant sur l'importance de la complexité de l'habitat sur la persistance d'une relation prédateurs-proies (ou hôte-parasitoïdes), nous démontrent que le concept de métapopulation est également concevable pour ce type de relation.

Les théoriciens acceptent de plus en plus ce concept de "métapopulation" (Taylor 1988, 1990, Reeve 1990, Hasting 1990, Fahrig et Gray 1985, Crowley 1981), mais ce dernier a reçu trop peu d'attention de la part des écologistes expérimentaux (Reeve 1990, Taylor 1990, 1991, Harrison et al. 1988, Harrison 1989). Quelques études empiriques ont tenté d'évaluer le rôle relatif des interactions entre les sous-populations d'une métapopulation dans des systèmes naturels (Gill 1978, et voir exemples dans Taylor 1991), mais bien peu en ont fourni des évidences

(Taylor 1991). À notre connaissance, peu d'études portant sur les insectes phytophages, appuient le concept de métapopulation. Par contre, deux études ont démontré une dynamique de métapopulation de lépidoptères et méritent d'être soulignées. La première étude est celle de Harrison et al. (1988) qui décrit la métapopulation de l'espèce *Euphydryas editha*, et la seconde est celle de Hanski et al. (1994) pour l'espèce *Melitaea cinxia*. Le manque d'évidence émerge probablement d'une approche trop observationnelle. On constate des extinctions locales avec tous les problèmes que cela peut engendrer (ex. difficulté à les prouver), sans avoir recours à une approche expérimentale. L'observation d'extinctions à elle seule n'est pas suffisante pour rendre compte d'une dynamique de métapopulation, c'est la recolonisation subséquente via la dispersion qui en témoigne (Taylor 1991).

La clé du concept de métapopulation réside dans l'équilibre entre le taux d'extinction et de recolonisation des sous-populations, les facteurs qui régissent ces paramètres sont donc déterminants pour maintenir la stabilité et la persistance d'un tel système. Ces facteurs ont suscité beaucoup d'attentions théoriques (voir Hanski et Gilpin 1991) et quelques études empiriques (voir Taylor 1991). L'extinction de populations locales a toujours été considérée comme étant l'élément déterminant dans la dynamique d'une métapopulation et c'est pourquoi, qu'elle a été davantage étudiée que la recolonisation (Levins 1970, Hasting et Wolin 1989, Sabelis et al. 1991). Pourtant tous les modèles théoriques, qu'ils soient simples ou complexes, supposent que la probabilité d'extinction est élevée et pratiquement équivalente pour chacune des sous-populations composant la métapopulation (Harrison 1991). Si toutes les sous-populations sont sujettes à l'extinction, l'équilibre dépend principalement de la recolonisation des habitats vacants. Les paramètres contrôlant le taux de colonisation, tels la taille des sous-populations existantes, le ratio entre le nombre de sous-populations existantes et éteintes, la superficie et l'isolement des parcelles (Hanski et Gilpin 1991), le taux et le patron de dispersion (Harrison 1991), et les probabilités d'établissement des



propagules (Ebenhard 1991) sont, par conséquent, des éléments déterminants pour la stabilité et la persistance du système.

Une colonisation efficace débute par l'immigration d'individus provenant d'au moins une sous-population existante et se termine lorsque la probabilité d'extinction démographique sur cette parcelle est suffisamment faible pour permettre l'établissement d'une nouvelle population (Ebenhard 1991). Par cette définition, on réalise que le processus de colonisation n'est pas seulement fonction de la capacité de dispersion de l'espèce, mais également de son aptitude à s'établir sur un nouvel habitat.

Peu d'études se sont attardées à l'importance relative de ces étapes de la recolonisation dans un contexte de métapopulation, et encore moins ont adopté une approche expérimentale. C'est pourquoi, la présente étude consiste à réaliser l'extinction de sous-populations de la pyrale tubicole du bouleau sur des parcelles présentant un isolement différent, et d'estimer son potentiel à recoloniser via sa capacité de dispersion et d'établissement sur ces habitats vacants.

## 2. Hypothèses de la concentration des ressources

Il est bien reconnu que la dispersion et la performance des insectes phytophages et de leurs ennemis naturels sont influencées par la composition et l'organisation de la végétation dans leur habitat (ex. Kareiva 1983, Russell 1989). Ayant observé que plusieurs espèces d'insectes phytophages spécialistes atteignaient de fortes densités dans des habitats simples et où leurs plantes hôtes étaient abondantes (monoculture), Root (1973) propose deux hypothèses. 1) L'hypothèse de la concentration des ressources et 2) l'hypothèse des ennemis naturels. La première suggère qu'un insecte phytophage spécialiste est plus apte à trouver et à exploiter un endroit où sa ressource recouvre de vastes superficies et lorsqu'elle est présente en forte densité et homogénéité parmi la composition végétale (Root 1973, Kareiva 1983). La seconde suggère que les ennemis naturels sont plus efficaces à contrôler les populations d'insectes phytophages dans des systèmes où la diversité végétale est plus importante (polyculture). Ces hypothèses de la concentration des ressources et des ennemis naturels sont bien implantées dans l'histoire de l'écologie, mais on connaît bien peu les mécanismes qui régissent ces phénomènes (Kareiva 1983, Litsinger et al. 1991).

### 2.1 La quantité et l'homogénéité de la ressource

La recherche de la plante hôte nécessite une dépense de temps et d'énergie importante pour un insecte. La disponibilité de la plante hôte (abondance et homogénéité) sur une parcelle permet de maximiser la quête de nourriture et ainsi favoriser la fécondité des femelles et la survie de la sous-population (Kareiva 1983, Cain et al. 1985).

L'hétérogénéité de la végétation influence directement la performance de l'insecte phytophage de plusieurs façons: 1) Les stimuli chimiques et visuels dégagés par la végétation accompagnant la plante-hôte peuvent interférer avec ceux utilisés par les femelles pour localiser la plante hôte

appropriée (Cromartie 1981). Ils peuvent interférer de façon à repousser les colonisateurs ou en atténuant, voire même masquer, les stimuli des plantes hôtes présents sur la parcelle (Tahvanainen et Root 1972). 2) Il est possible que la présence d'espèces végétales non-hôtes, par exemple les essences conifériennes dans le système qui nous intéresse, crée un obstacle physique à la dispersion de l'insecte, autant lors du processus d'immigration que dans la recherche de nourriture au sein de la parcelle (Bach 1980, Cromartie 1981). L'hétérogénéité de la végétation augmente ainsi le risque qu'un adulte se retrouve sur une plante autre que son hôte de prédilection et "juge" cet habitat non souhaitable (Bach 1980).

La diversité végétale peut offrir également des conditions favorables pour la performance et la persistance des prédateurs et parasitoïdes, ce qui constitue l'hypothèse des ennemis naturels (Pimentel et al. 1963, Root 1973, Risch 1981). D'abord, la diversité d'habitats augmente par le fait même la richesse en ennemis naturels, ce qui favorise la prédation. Cette diversité augmente également la richesse des insectes phytophages, offrant ainsi des proies alternatives aux prédateurs lorsqu'une espèce devient plus rare, et favorisant ainsi la persistance des ennemis naturels dans le milieu. Cette relation entre la complexité de l'environnement et la richesse en espèces semble être générale pour la majorité des communautés d'insectes en région tempérée (Lawton et Strong 1981, Russell 1989). La complexité et la diversité de l'environnement peuvent offrir des refuges à la proie, et ainsi diminuer les fluctuations d'abondance des prédateurs spécialistes (Myers 1987). Il a été démontré que l'augmentation de la distribution spatiale et temporelle des sources de nectar et pollen engendrée par cette hétérogénéité, attire également les ennemis naturels et augmente leur potentiel à la prédation (Risch 1981, Russell 1989).

## 2.2 La superficie et l'isolement des parcelles

L'hypothèse de la concentration des ressources suggère une abondance des herbivores plus importante sur les parcelles d'habitat de grandes tailles et peu isolées (Kareiva 1983). En effet, la probabilité qu'une parcelle soit rencontrée par un immigrant, augmente avec la superficie de celle-ci. Plus la distance séparant l'habitat d'une source d'immigrants est faible, plus la probabilité de recrutement augmente (Fahrig et Paloheimo 1988). L'important recrutement d'individus sur ces parcelles se reflète directement sur l'abondance. Les notions de superficie et d'isolement sont très subjectives et toujours relatives à la capacité de dispersion de l'insecte. Un archipel (plusieurs parcelles présentant de faibles degrés d'isolement) peut être aperçu par une espèce très mobile comme étant une seule grande parcelle.

La majorité des études portant sur la concentration des ressources furent réalisées en milieu agricole et à une faible échelle spatiale. Alors, l'étude de la complexité végétale consistait simplement à comparer l'abondance des phytophages et leur vulnérabilité aux prédateurs dans des situations de monocultures vs des polycultures (Risch 1981). L'échelle régionale, relative à la capacité de dispersion de l'espèce, représente davantage l'échelle à laquelle la superficie et l'isolement des parcelles exercent leur plus grande influence, mais peu d'études ont exploité cette avenue (Kareiva 1983). Nous avons besoin d'études comparant les observations en situations agricoles à celles obtenues des écosystèmes naturels (Kareiva 1983). De plus, la majorité des études visant à vérifier l'hypothèse des ennemis naturels se limite au décompte des prédateurs dans différents traitements (ex. la diversité de la végétation, la superficie des parcelles). Dans la présente étude, nous avons évalué le taux de prédation exercé sur le phytophage étudié. Les hypothèses de concentration des ressources et des ennemis naturels ne sont ni exhaustives ni mutuellement exclusives (Sheehan 1986). C'est pourquoi, il est intéressant de connaître leurs importances relatives dans l'explication

des fluctuations d'abondance d'un phytophage. Mais peu d'études vérifient simultanément ces deux hypothèses dans la même relation plante-insecte (Bach 1980).

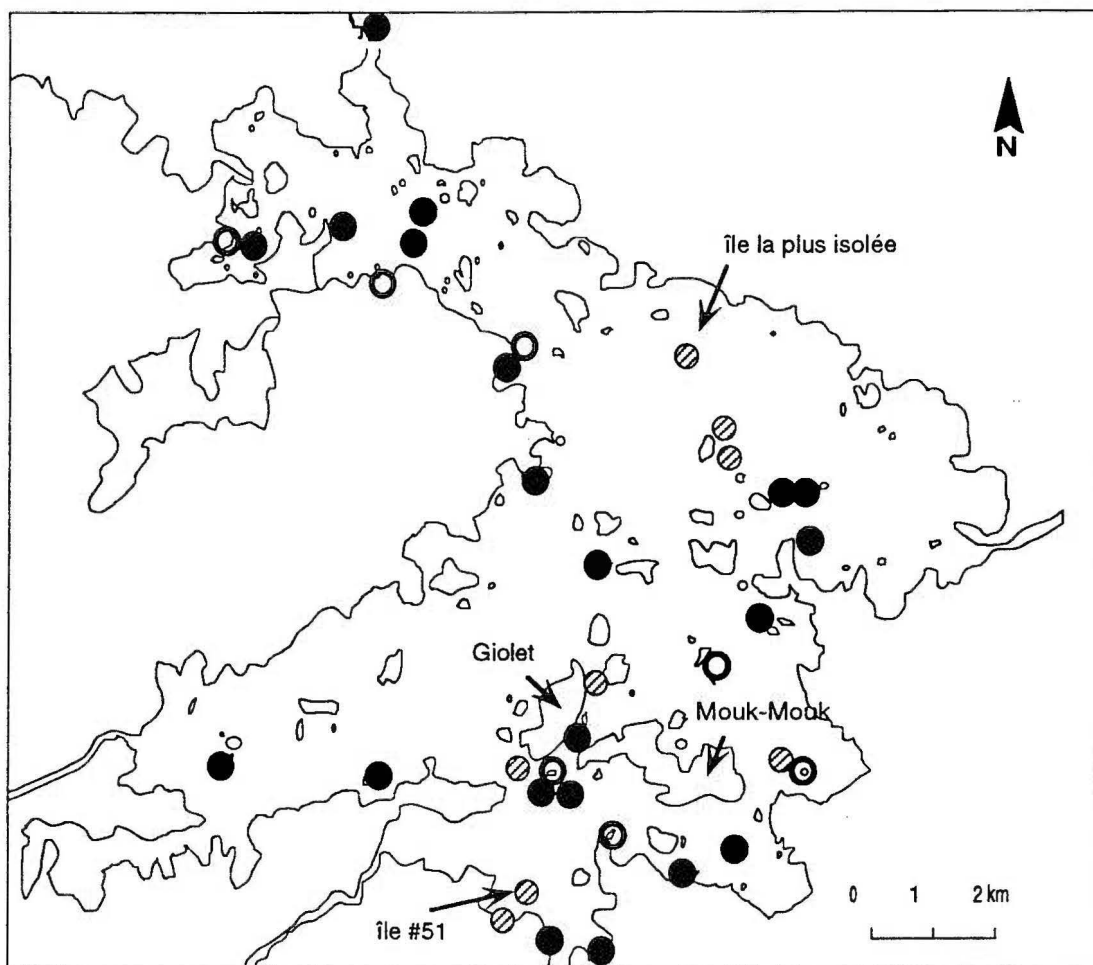
Pour l'ensemble de ces raisons, le second objectif spécifique du présent mémoire est de tester l'hypothèse de concentration des ressources par le biais de la dynamique d'un phytophage spécialiste du bouleau, soit la pyrale tubicole et de ses ennemis naturels. En plus d'être réalisée en écosystème forestier naturel, l'étude portera sur une vaste échelle spatiale.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Système et espèces à l'étude

Le système à l'étude consiste en un habitat fragmenté d'îles sur le lac Duparquet situé dans la région de l'Abitibi à 800 km. au nord-ouest de Montréal (Figure 1). Le lac est d'une superficie de 50 km<sup>2</sup> et compte près de 170 îles variant en taille de quelques mètres carrés à 0.7 km<sup>2</sup> (Bergeron et Brisson 1990). La strate arborescente sur les îles est composée en partie d'essences résineuses telles le cèdre (*Thuja occidentalis*), le pin (*Pinus Banksiana* et *P. resinosa*), le sapin (*Abies balsamea*), l'épinette (*Picea glauca*), et également d'espèces feuillues de début de succession telles le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et quelques peupliers (*Populus tremuloides*). Ces espèces de début de succession, principalement le bouleau à papier, peuvent devenir très importantes en abondance. S'il ne survient aucune perturbation majeure, la mosaïque végétale peu demeurer ainsi stable pour des périodes de plus de 100 ans (Bergeron et Dubuc 1989).

La pyrale tubicole du bouleau (*Acrobasis betulella* Hulst), bien qu'elle soit commune dans la région à l'étude, est considérée comme étant une espèce non-épidémique et spécialiste du bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh). (Davault 1935, Martineau 1985). Cette espèce de lépidoptère nocturne ne présente qu'un seul cycle vital par année et débute par l'éclosion des oeufs à la fin du mois de juillet. À ce moment, les jeunes larves se tissent un petit tube d'excréments et de soie sur la surface d'une feuille, d'où le nom de pyrale tubicole. À l'automne, la chenille de troisième stade larvaire quitte la feuille et entre en diapause hivernale dans des abris, nommés "hibernacles", tissés sur la branche. Lors du débourrement des bourgeons au début du mois de mai, la larve sort de son hibernacle et se tisse un abri en liant de 2 à 5 feuilles à l'intérieur duquel, elle formera un nouveau tube d'excréments et de soie. La larve reste à l'intérieur de ce tube et se nourrit du feuillage qui constitue l'abri, et ce jusqu'à la pupaison.



**Figure 1** Carte du lac Duparquet indiquant la position relative des sites où les populations ont été amenées à l'extinction, ainsi que les sites témoins (cercles vides et pleins respectivement). Les cercles hachurés indiquent les sites expérimentaux qui présentaient une recolonisation en 1993.

qui s'effectue vers la fin du mois de juin. Deux semaines plus tard débute la période d'émergence et de dispersion des adultes. L'adulte est de petite taille (environ 2cm. d'envergure d'aile) et la femelle pond des masses d'environ 75 à 100 oeufs sur le feuillage et les branches de bouleau.

La pyrale tubicole, comme la majorité des lépidoptères, est l'hôte de plusieurs espèces de parasitoïdes. Nous avons observé plus de 11 espèces de parasitoïdes (Annexe 1), dont 4 furent déjà observées chez la pyrale tubicole (Davialt 1935). Les espèces plus fréquemment rencontrées sont *Phaeogenes phycidis* Ashmed (Ichneumoninae), *Itoplectis conquisitor* Say (Ichneumonidae), *Phanerotoma* sp., *Maconcentrus instabilis* Mues. (Macrocentrinae), *Meteorus* sp (Euphorinae ou Meteorinae), et *Microtypus weamaelii* Ratzburg. Tous ces genres sont reconnus comme étant polyphages et attaquent principalement les lépidoptères (ex. *I. conquisitor* est présent chez la tordeuse des bourgeons d'épinette) , mais il est possible également de les rencontrer chez des hôtes appartenant à d'autres ordres (Krombein et al. 1979, Gauld et Bolton 1988).



## Méthodologie

### 1. Extinction expérimentale et estimation de la densité des sous-populations de pyrale tubicole

Au mois de juin 1992, nous avons choisi parmi l'ensemble des îles du lac, 10 petites îles présentant des caractéristiques semblables mais des degrés d'isolement différents, 2 presqu'îles, et 3 sites distribués sur les berges du lac (Figure 1). La faible superficie (de 600 à 2000 m<sup>2</sup>), l'accessibilité et la quantité de feuillage de bouleau (Moyenne  $\pm$  é.t. : 29000  $\pm$  20000 feuilles/site), font de ces îles des sites idéaux pour l'échantillonnage et l'extinction expérimentale de la pyrale tubicole. Sur les berges, quelques bouleaux (environ 10 arbres par site) furent choisis de façon aléatoire afin d'obtenir approximativement la même quantité de feuillage que sur les îles.

Nous avons simulé des extinctions naturelles de type démographique (qui n'affectent pas la végétation) pouvant survenir dans le concept de métapopulation. Nous avons procédé à l'extinction de ces 15 sous-populations de pyrales tubicoles, dès la fin juin lorsque les larves eurent terminé leur développement larvaire et formé leurs abris. Les amas de feuilles tissés par les pyrales étant facilement repérables, il nous a suffi de grimper dans les bouleaux, de vérifier systématiquement chacune des branches et de retirer la totalité des abris présents sur les sites expérimentaux. Lorsqu'il devenait trop périlleux d'atteindre la cime de certains arbres (>10 mètres), celles-ci furent coupées et retirées du site. Toutes ces îles et berges étaient des habitats convenables et potentiellement recolonisables par la pyrale tubicole car tous (à l'exception d'une petite île ne présentant qu'un seul bouleau) possédaient une population préétablie de pyrales tubicoles lors de l'extinction. Du 21 au 28 juin 1993, nous sommes retournés sur tous les sites expérimentaux et avons recueilli, de la même façon que l'année précédente, la totalité des abris présents sur les sites pour établir la recolonisation effective. Le terme

"recolonisation effective" est utilisé comme étant le nombre de larves ayant survécu et complété leur développement en 1993.

Pour chacun des sites, tous les abris amassés furent ouverts afin de reconnaître et de dénombrer les cocons de pyrales tubicoles. Par l'estimation visuelle du nombre de feuilles de bouleau et ce décompte de la totalité des pyrales présentes sur chacun des sites expérimentaux, nous avons établi la densité des sous-populations avant extinction (1992) et après recolonisation (1993). Il est possible de distinguer les larves de pyrales saines des larves parasitées par la petite taille du cocon de ces dernières. Mais ayant déjà observé que certaines espèces de parasitoïdes émergeaient des "gros" cocons, nous avons fait l'élevage en laboratoire de tous les cocons récoltés par site. De cet élevage, nous avons: 1) déterminé le taux de parasitisme sur chacun des sites, soit le nombre de parasitoïdes par individu de la pyrale tubicole, 2) identifié les principaux parasitoïdes de la pyrale tubicole dans la région à l'étude, et 3) obtenu des adultes et des oeufs de pyrale tubicole, lesquels furent utilisés pour vérifier la survie et la capacité d'établissement de cette espèce sur les sites (voir section 3 ci-bas).

La densité de la pyrale tubicole et le taux de parasitisme furent également estimés sur 16 autres îles et 5 sites distribués le long des berges du lac (Figure 1) et ce à titre de témoin pour les sites ayant connu une extinction. Ces îles étant de superficie plus importante que les sites expérimentaux (de 1500 à 15,000 m<sup>2</sup>), le décompte de tous les abris sur ces sites aurait été trop laborieux. L'estimation de la densité de pyrale et de ses parasitoïdes sur ces sites témoins a été obtenue en choisissant aléatoirement 2 branches d'environ 200 feuilles par arbre et ce pour un total de 8 arbres par site. Les mêmes arbres furent échantillonnés en 1991, 1992 et en 1993. La densité sur ces sites fut établie en comptant les cocons de pyrales (sains et parasités) par rapport au nombre total de feuilles échantillonnées par site. Comme pour les îles expérimentales, le

taux de parasitisme représentait la proportion de parasitoïdes pour la population de pyrales tubicoles dénombrée sur le site.

Dans le but d'identifier les sources importantes de colonisateurs potentiels de pyrales tubicoles dans notre système, nous avons estimé à l'été 1993, la densité de pyrales ainsi que le taux de parasitisme sur les deux plus grosses îles du lac (Figure 1, Mouk-Mouk et Giolet). Un effectif d'environ 10 arbres situés en bordure de chacune de celles-ci fut échantillonné de la façon décrite précédemment pour les îles témoins. Les 5 sites témoins distribués sur les berges, nous permettent de vérifier si les berges peuvent agir à titre de sources de colonisateurs.

### 1.1 L'efficacité des extinctions

Étant donné la forte abondance de la pyrale tubicole sur certaines îles en 1992, comme par exemple l'île 51 où il y avait plus de 880 cocons, il est facile d'oublier des individus sur le site lors de l'extinction et ainsi, de recenser des "faux-colonisateurs" l'année suivante. Pour s'assurer d'avoir éliminé la totalité des pyrales tubicoles en 1992 et pour nous permettre d'évaluer ce risque, chacune des 12 îles expérimentales furent revisitées une semaine après le premier retrait des cocons. Le taux d'omission des cocons sur les sites la première fois s'est révélé très faible (environ 2%), mais signifie tout de même un oubli d'environ 18 individus pour la sous-population la plus abondante, soit sur l'île 51. Ces individus pourraient s'accoupler et régénérer la sous-population sans qu'il n'y ait de véritable immigration. En considérant un même taux d'omission lors du deuxième retrait, le nombre d'individus laissés sur cette même île diminuerait à 0,4 individu. De plus, d'autres facteurs tels la faible probabilité de laisser suffisamment de mâles et de femelles pour qu'ils puissent s'accoupler ainsi qu'un fort taux de mortalité larvaire sur les sites, font en sorte que les extinctions réalisées en 1992 sont effectives.

Pour s'assurer que la pyrale tubicole n'utilise que le bouleau comme ressource, et ce même à de fortes densités, nous avons échantillonné en plus des bouleaux, toute la végétation de feuillus autant arborescente qu'arbustive présentes sur l'île 51. Aucune larve ne fut trouvée, donc la pyrale tubicole ne semble pas utiliser de plante-hôte alternative et le retrait de celle-ci sur les bouleaux constitue l'extinction de la sous-population entière.

## **2. Identification des parasitoïdes généralistes**

La diversité végétale sur les îles, abrite une abondance et une diversité d'ennemis naturels non négligeables (Karban et Ricklefs 1983) qui peuvent jouer un rôle important dans la dynamique intrinsèque des populations insulaires. Le 2 juin 1993, sur une île autre que celle ayant connu une extinction, nous avons ramassé de façon aléatoire plus de 80 amas de feuilles de bouleau, chacun abritant une larve de lépidoptère autre que la pyrale tubicole. Nous les avons élevées en laboratoire pour observer les parasitoïdes communs à ces espèces et à la pyrale tubicole.

## **3. Survie et capacité d'établissement de la pyrale tubicole sur les sites**

Dans l'intention de vérifier si certains facteurs intrinsèques influençaient la survie de la pyrale tubicole sur les sites, nous avons simulé une recolonisation équivalente sur chacune des parcelles. Du 2 au 8 août 1992, nous avons introduit, à raison de 5 individus par branche, un total de 25 pyrales tubicoles de deuxième stade larvaire sur chacune des îles expérimentales et témoins. Les 5 branches d'introduction furent choisies sur des petits arbres isolés du reste de la végétation afin d'éliminer la possibilité que les larves migrent et qu'elles soient ultérieurement considérées comme étant le résultat d'une recolonisation. Ce dispositif

nous permet d'estimer la mortalité propre à chacun des sites et ce pour les différentes périodes du cycle vital de la pyrale tubicole. Chacune des branches furent échantillonnées à quatre reprises: une semaine (15 août) après l'introduction (pour ne considérer que les larves ayant survécues au stress de l'introduction), lors de la formation des hibernacles (5 septembre 1992), lors de la sortie des hibernacles (27 mai 1993) et une dernière fois lors de la pupaison à la fin de juin 1993. La mortalité observée entre ces différents recensements sera considérée comme étant la mortalité automnale (du 15 août au 5 septembre), hivernale (du 5 septembre au 27 mai), et estivale (27 mai à la fin juin) respectivement. Le taux de mortalité moyen des larves pour chacune de ces périodes et ce sur chacun des sites fut calculé à partir du nombre de survivants sur les branches au début et à la fin de la période.

La même approche expérimentale fut utilisée en 1993 à l'exception que l'effectif fut augmenté à 18 branches/site et que des masses d'oeufs (au lieu des larves comme en 1992) furent introduites sur le terrain dans le but de réduire la forte mortalité associée à la manipulation de jeunes larves. Le 26 juillet 1993, entre 5 et 10 oeufs/branche furent insérés entre 2 feuilles de bouleau retenues ensemble à l'aide d'un trombone. Puis une semaine plus tard, soit le 2 août, nous avons retiré les trombones et compté les larves lesquelles représentent l'abondance initiale. Comme en 1992, nous avons dénombré les survivants lors de la formation de leur hibernacle, soit le 2 septembre 1993, et lors de la sortie de ces hibernacles au mois de mai 1994.

#### 4. Caractérisation des sites expérimentaux

Les caractéristiques intrinsèques de chacune des îles peuvent influencer le recrutement d'immigrants et la performance des individus présents. Des caractéristiques comme la superficie de la parcelle, la quantité de ressource, l'hétérogénéité de la végétation, et l'isolement de l'île peuvent expliquer la variabilité dans l'occupation des parcelles.

##### 4.1 Les caractéristiques végétales

Le diamètre hauteur de poitrine (DHP) fut mesuré pour l'ensemble de la végétation arborescente sur chacun des sites expérimentaux. De cette mesure, il est possible de calculer la surface terrière totale ( $m^2$ ) d'une espèce, c'est-à dire la surface que l'ensemble des troncs de cette espèce occupent sur l'île. On la calcule de la façon suivante: Somme  $(\pi \times DHP)/4$ . Le diamètre d'un arbre étant relativement bien corrélé avec sa biomasse foliaire (Kimmins 1987), la surface terrière nous donne une information plus juste de l'importance d'une espèce arborescente dans le milieu comparativement à l'abondance par unité de surface (densité). Cette variable nous permet également de considérer de façon partielle, le fait qu'à forte densité, on observera moins de feuilles par arbre puisque les troncs occuperont une surface moindre.

La surface terrière totale de toutes les espèces arborescentes composant la végétation sur une île, nous informe de la quantité de végétation insulaire, donc la superficie de la parcelle. La surface terrière totale des bouleaux, nous informe de façon indirecte de la quantité de ressources ou d'habitats qu'offre cette parcelle pour la pyrale tubicole. Tandis que la surface terrière relative (%) des bouleaux, c'est-à dire la proportion de bouleaux par rapport au reste de la végétation composant la parcelle, sera utilisée comme un indice de l'hétérogénéité de la végétation insulaire.

#### 4.2 Le coefficient d'isolement des parcelles

Il existe principalement deux catégories de coefficients d'isolement d'une parcelle de végétation (Leduc 1993). La première consiste à mesurer la plus courte distance séparant deux parcelles voisines. Cette approche, bien que très simple et rapide, n'offre qu'une information très sommaire sur l'isolement réelle de l'habitat. La deuxième considère la proximité de toutes les parcelles comprises dans un rayon déterminé de façon arbitraire. Cette dernière approche très laborieuse, consiste à mesurer la superficie totale de non-habitat entourant la parcelle cible dans ce rayon. Pour les besoins de notre étude, une approche intermédiaire fut retenue. Pour chacun des 12 sites expérimentaux (excluant les berges qu'y se verront attribuées un coefficient d'isolement 0), quatre vecteurs furent mesurés directement sur une carte 1:20000 selon les axes N-E, S-E, N-O et S-O. Chacun de ces vecteurs représente la distance reliant l'île au premier obstacle rencontré (cap rocheux, île ou berge), et la sommation des quatre vecteurs nous permet d'établir le coefficient d'isolement de l'île. Cette façon d'estimer l'isolement comparativement à la distance reliant l'île-cible à la source la plus près, a l'avantage de considérer la dispersion par bond "Stepping stone" et de négliger la provenance réelle des colonisateurs.



## RÉSULTATS

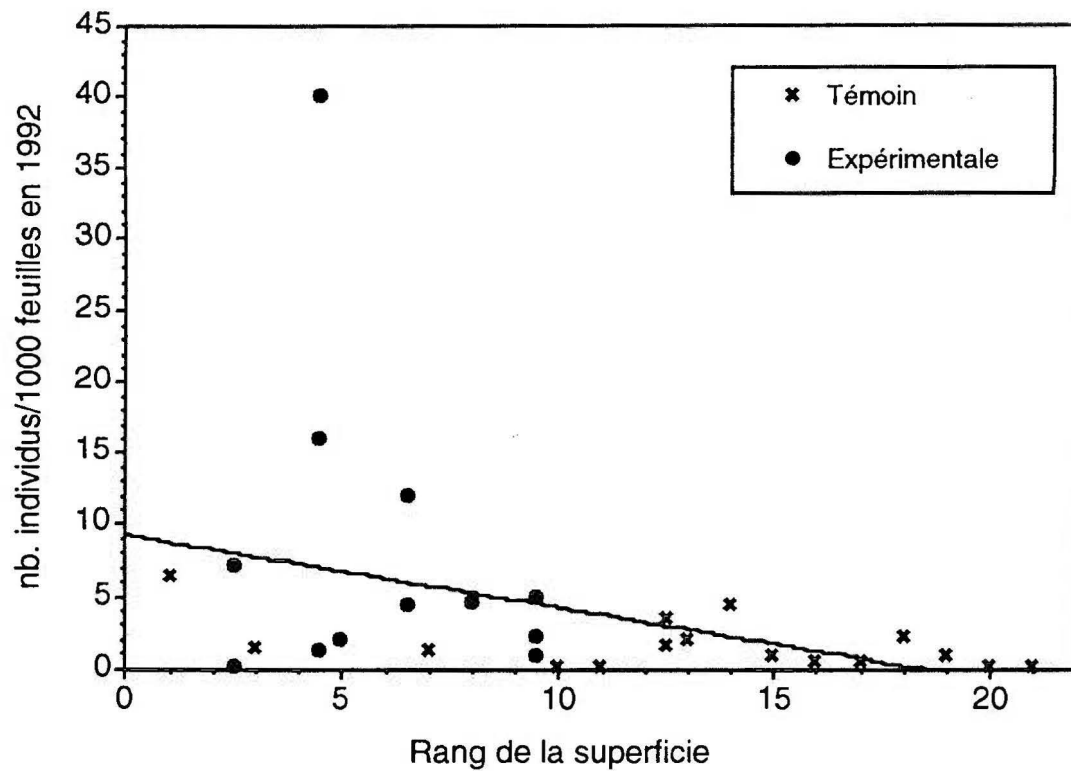
### 1. Densité des sous-populations de la pyrale sur les sites expérimentaux et témoins

Lors de l'extinction des sites expérimentaux et l'échantillonnage des sites témoins en 1992, l'ensemble de ceux-ci (à l'exception de la petite île expérimentale #69) présentait une sous-population de pyrale tubicole. Cette même année, les densités de pyrale observées sur les huit berges (moyenne  $\pm$  é.t.:  $0,57 \pm 0,44$  ind./1000 feuilles) semblaient inférieures à celles observées sur les 28 îles (moyenne  $\pm$  é.t.:  $4,17 \pm 7,93$  ind./1000 feuilles). Cette tendance semble être présente mais, la forte variabilité observée sur les îles fait en sorte que ces dernières ne diffèrent pas significativement des densités rencontrées sur les berges (Mann-Whitney,  $Z_{\text{corrigé}} = -1,89$ ,  $p=0,06$ ).

Sur les 15 sites ayant connu une extinction en 1992, huit montraient une recolonisation effective après une seule génération (en 1993) (Figure 1). La densité moyenne de ces huit sites recolonisés ( $0,16 \pm 0,15$  individus/1000 feuilles) représente à peine 4% de la densité moyenne observée l'année précédente sur ces mêmes huit sites. On observait également des faibles abondances en 1993 sur les deux grandes îles du lac, soit Mouk-Mouk (2 individus sur 12 arbres) et Giolet (aucun individu sur 7 arbres).

Pour justifier le choix des îles témoins en dépit de leur superficie plus importante que les îles expérimentales, nous avons fait la régression des densités de pyrale pour l'ensemble des îles (expérimentales et témoins) en fonction de la superficie des îles ordonnées en rang (Figure 2). Bien que la relation semble significative ( $p=0,05$ ), la faible explication de la variance par la superficie ( $r^2 = 0,13$ ) nous permet d'utiliser ces îles à titre de témoin. Par contre, la densité moyenne en 1992 sur les 12 îles expérimentales s'élevait à  $7,80 \pm 11,17$  ind./1000 feuilles, tandis que pour les 16 îles



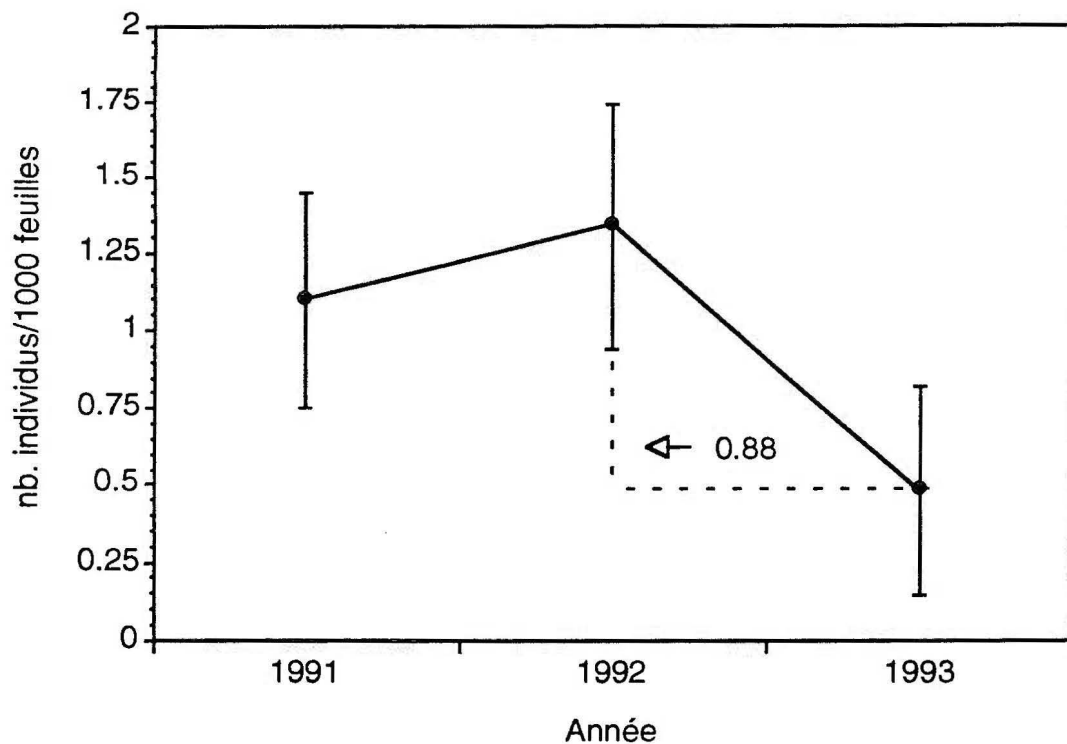


**Figure 2** Régression de la densité de la pyrale tubicole avant perturbation (en 1992) en fonction de la superficie des îles expérimentales et témoins exprimée en rang:  $F=4,14$  ,  $p=0,05$  ,  $r^2=0,14$  ,  $n=28$ .

témoins on observait une densité moyenne de seulement  $1,45 \pm 1,78$  ind./1000 feuilles. Idéalement, ces densités ne devraient pas différer entre les îles expérimentales et les témoins. Mais ce qui nous préoccupe davantage dans la présente étude, c'est le changement de la densité (témoignant du succès de la recolonisation) au sein des sites ayant connu une extinction et les sites témoins entre les deux années, et non de comparer les densités observées pour chacune de ces années. Le changement de densité est établi de la façon suivante:  $(N_{1993} - N_{1992})/N_{1992}$ , ainsi la densité initiale ( $N_{1992}$ ) a peu d'importance, c'est pourquoi nous conservons ces sites comme témoins des sites perturbés.

Ce changement de densité entre 1992 et 1993 sur les sites témoins ( $n=16$ ) n'était pas significativement différent à celui des sites ayant connu une extinction ( $n=14$ ) (ANOVA transf. arcsin,  $F_{[1,29]}=0.27$ ,  $p=0.61$ ). La transformation "arcsin" est intéressante lors de la comparaison de proportions, puisqu'elle permet de distinguer les faibles différences entre les échantillons, et d'augmenter ainsi la puissance statistique (Cohen 1988).

Notre suivi annuel des 16 sous-populations de pyrales tubicoles depuis 1991, nous indique que la densité "régionale" de pyrales tubicoles a connu une chute importante de  $0.88 \pm 0.26$  ind./1000 feuilles, entre 1992 et 1993 (Figure 3). Ce suivi annuel nous permet également d'observer les fluctuations d'abondances au sein des sous-populations témoins. À l'été 1992, 11 sous-populations ont présenté une augmentation de leurs densités comparativement à l'année précédente, tandis que 5 autres montraient une baisse. Pour la période de 1992-93, la totalité de ces sous-populations ont connu une diminution de leur abondance.



**Figure 3** Fluctuations annuelles des 16 sous-populations témoins de la pyrale tubicole pour les années 1991 à 1993. À noter l'importante chute de la population du lac Duparquet entre les années 1992-93, années correspondant à l'expérimentation.

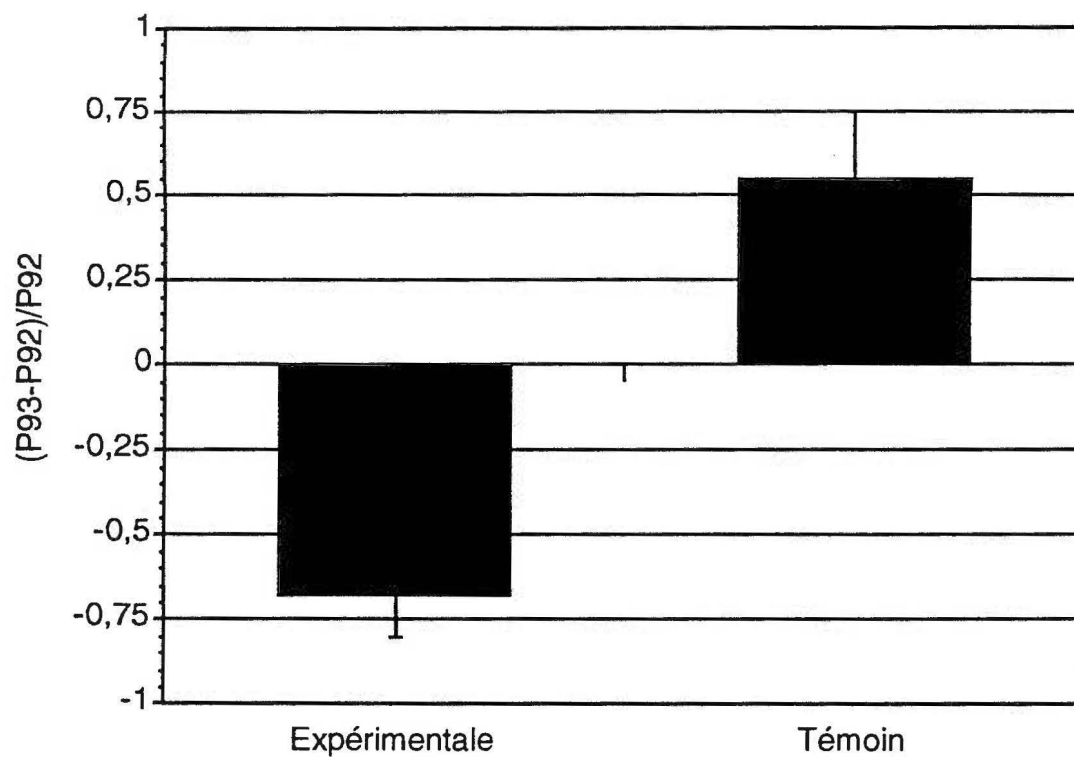
## 2. Réponse des parasitoïdes aux densités de pyrale tubicole

Un total de 11 (en 1992) et 5 (en 1993) espèces de parasitoïdes ont émergé des cocons de pyrale tubicole provenant des sous-populations expérimentales (Annexe 1). Aucune de ces espèces considérées comme étant polyphages, n'a été observées chez les 80 larves de lépidoptères, autres que la pyrale tubicole, amassées en 1993 sur une île du lac. Puisque la fréquence des parasitoïdes en 1993 est relativement faible (2 à 10 parasitoïdes/site), il nous est impossible de vérifier si ce changement de la richesse d'espèces de parasitoïdes est la résultante de l'extinction des pyrales tubicoles.

Cependant, il est possible de vérifier la réponse des parasitoïdes, d'abord en fonction des densités de pyrale tubicole au sein des sous-populations expérimentales, et de comparer la réponse de ceux-ci aux changements de densité de la pyrale entre les sites témoins et expérimentaux. Puisque les différentes espèces de parasitoïdes peuvent interférer entre elles lors de la recherche d'hôtes et que la plupart de ces espèces sont trop rares pour être analysées séparément, la détermination d'un taux de parasitisme pour chacune d'elles s'avèrerait biaisée. Pour ces raisons, uniquement la mortalité infligée à la pyrale tubicole par l'ensemble de ses parasitoïdes (taux de parasitisme) fut calculée pour les 2 années.

Les corrélations de rang de Spearman confrontant ce taux de parasitisme à la densité de pyrale tubicole sur les îles expérimentales, s'avèrent non-significatives pour les deux années (1992;  $r_s = -0.42$ ,  $p = 0.18$ ,  $n = 11$ ) (1993;  $r_s = 0.59$ ,  $p = 0.15$ ,  $n = 7$ ). Peu importe l'historique de la sous-population (avant extinction ou après recolonisation), on n'observe aucun patron qui suggère un parasitisme dépendant de la densité des sous-populations de pyrales tubicoles. Par contre le taux de parasitisme observé sur ces îles expérimentales en 1993, est positivement corrélé avec la densité de pyrale tubicole  $\{\log(\text{nb. ind.}/1000 \text{ feuilles} + 1)\}$  l'année précédente ( $r_s = 0.82$ ,  $p = 0.046$ ,  $n = 7$ ).

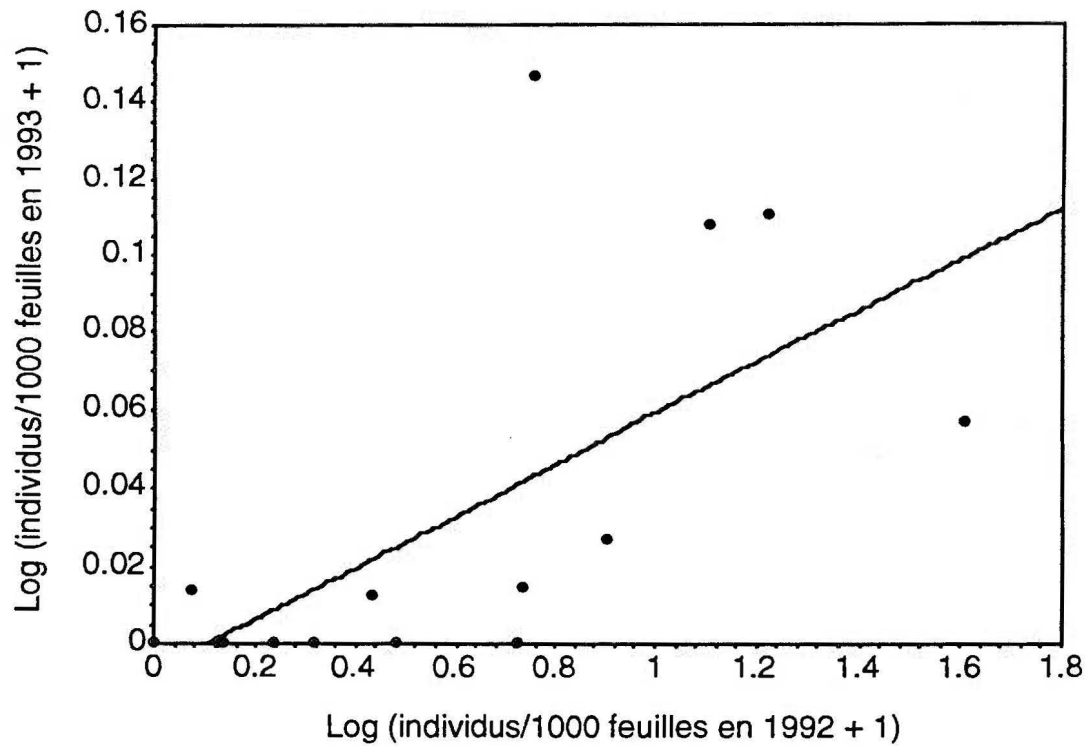
La proportion de changement dans le taux de parasitisme,  $\{(P93-P92)/P92\}$  entre 1992-93 sur les îles expérimentales et témoins (Figure 4), nous suggère que le taux de parasitisme a diminué considérablement après extinction, tandis qu'au même moment le taux de parasitisme a augmenté sur les sites témoins (ANOVA transf. arcsinus,  $F_{[1,5]}=44.6$ ,  $p=0.003$ ). Nous avons retiré de l'analyse les sites où il y avait moins de trois pyrales en 1993 afin de ne pas biaiser l'estimation du taux de parasitisme.



**Figure 4** Effet de l'extinction de la pyrale tubicole sur la proportion de changement du taux de parasitisme  $(P93-P92)/P92$ . Chaque bâton représente la moyenne des proportions de changement du parasitisme et les écarts types, pour les îles où la pyrale tubicole fut amenée à l'extinction (expérimentale,  $n=4$ ) et les îles sans perturbation (témoin,  $n=2$ ). La différence entre ces proportions moyennes (transformation arcsin) est hautement significative (ANOVA:  $F=44,6$ ,  $p=0,003$ ).

### 3. Réponses de la pyrale tubicole et des parasitoïdes aux caractéristiques des parcelles d'habitat

La densité de la pyrale tubicole observée sur chacun des sites l'année de l'extinction est significativement corrélée, et ce de façon positive, avec la recolonisation sur ces mêmes sites en 1993 (Figure 5). Ce dernier résultat ne semble pas expliqué par les caractéristiques végétales des parcelles, puisque celles-ci ne s'avèrent aucunement corrélées, ni de façon positive et ni négative, avec les densités de pyrale tubicole autant avant extinction qu'après recolonisation (Tableau 1a). Lorsqu'à la suite d'un test statistique on observe aucune différence significative entre A et B (rejet de l'hypothèse alternative,  $H_1$ ), on ne peut faire la conclusion immédiate qu'il n'existe réellement pas de corrélation ou de différence entre ces derniers (Cohen 1988). Il est possible qu'effectivement il n'existe aucune corrélation, mais il est également possible qu'on ne soit pas en mesure de la déceler. C'est à ce moment qu'on fait appel au test de puissance statistique. Pour les statistiques paramétriques (ex. corrélation de Pearson), on utilise un tableau qui donne la puissance statistique pour un effectif ( $n$ ) et un coefficient de corrélation ( $r^2$ ) donnés. Puisqu'il n'existe pas de moyen pour vérifier la puissance des tests non-paramétriques, notamment pour les corrélations de rang de Spearman, nous avons fait appel à une méthode alternative, la transformation des variables en rang. Cette méthode en elle-même n'est pas une méthode non paramétrique, mais constitue un pont entre les statistiques paramétriques et non-paramétriques (Potvin et Roff 1993). La transformation en rang permet seulement de satisfaire l'homocédasticité des observations qui est une condition nécessaire à l'application des tests paramétriques. Cette approche se fait en deux étapes: 1) les variables sont transformées en rang, 2) on applique le test paramétrique approprié qui dans notre cas est la corrélation. Les coefficients de corrélation de Pearson ainsi obtenus, nous permettent d'estimer de façon conservatrice la puissance de nos corrélations de rang de Spearman, en sachant que ces dernières sont plus robustes et plus puissantes que leurs analogues paramétriques (Potvin et Roff 1993,



**Figure 5** Régression linéaire entre les densités de la pyrale tubicole observées avant l'extinction expérimentale et la recolonisation effective sur ces mêmes sites en 1993. La corrélation de rang de Spearman entre ces variables est très significative ( $r_s=0,75$  ,  $p=0,005$  ,  $n=15$ ).



**Tableau 1**

Influence des caractéristiques des parcelles d'habitat sur, **a)** la densité de la pyrale tubicole, et **b)** le taux de parasitisme, et ce pour les sites expérimentaux avant extinction (1992) et après recolonisation (1993)

**a) Densité de la pyrale tubicole;**

	1992				1993			
	$r_s$	prob.		P.S*	$r_s$	prob.		P.S*
-Superficie	-0.34	0.26	(n=12)	20%	-0.21	0.49	(n=12)	13%
-Quantité de bouleau	0.11	0.71	(n=12)	15%	0.37	0.22	(n=12)	31%
-Hétérogénéité de la végétation	0.43	0.15	(n=12)	20%	0.51	0.09	(n=12)	13%

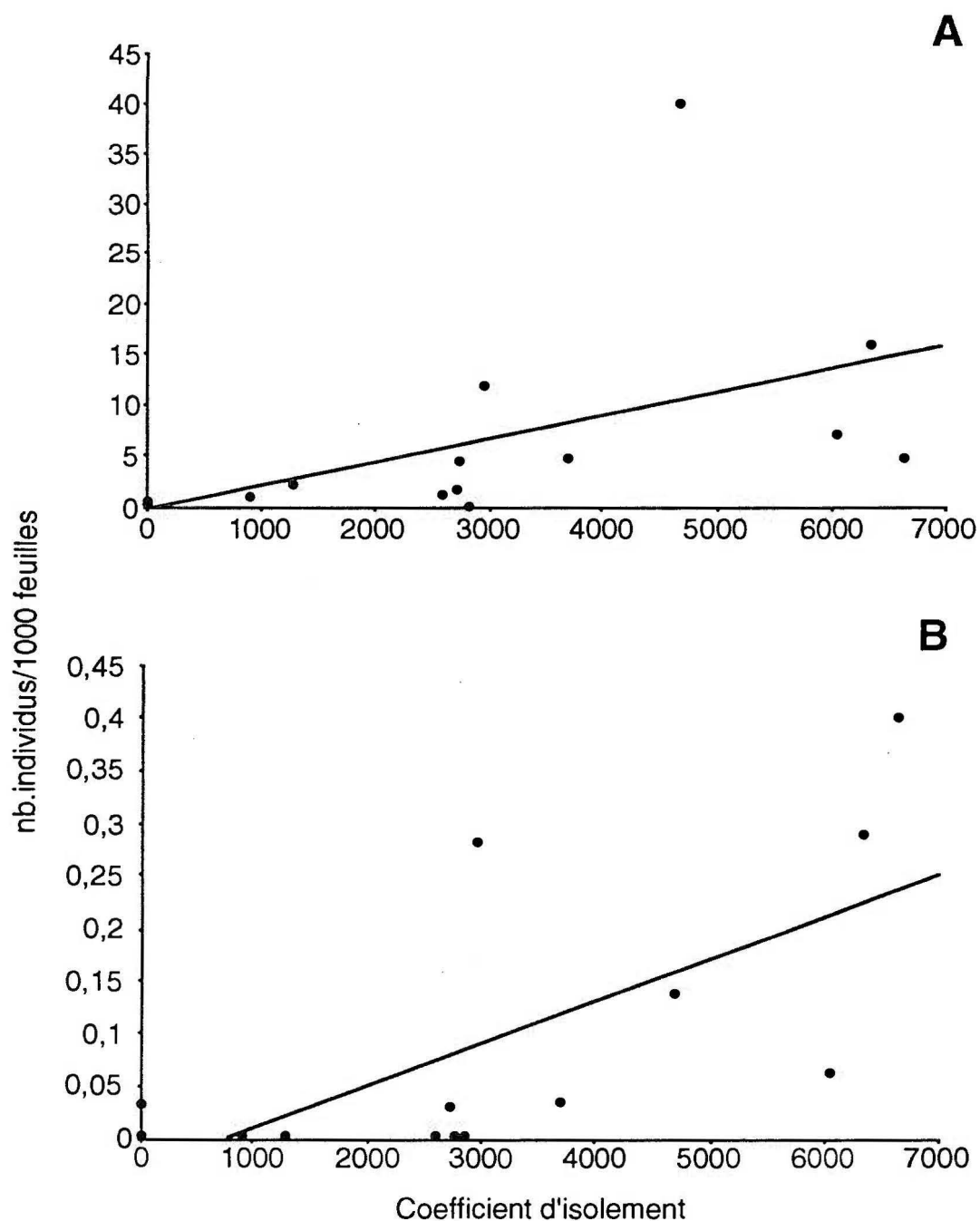
**b) Taux de parasitisme;**

-Superficie	-0.05	0.89	(n=11)	15%	-0.80	0.17	(n=4)	<10%
-Quantité de bouleau	-0.47	0.14	(n=11)	50%	-0.80	0.17	(n=4)	<10%
-Hétérogénéité de la végétation	-0.41	0.19	(n=11)	15%	0.80	0.17	(n=4)	<10%
-Isolement	-0.35	0.24	(n=12)	47%	-0.80	0.17	(n=4)	<10%

\* La puissance statistique (P.S.) est estimée à partir de corrélations paramétriques de Pearson effectués sur des observations transformées en rangs (voir Résultats, section 3).

Scherrer 1984). Les puissances présentées au Tableau 1, représentent donc les puissances minimales de nos analyses. Dans le cas de la pyrale, il est important de considérer la faible puissance statistique des corrélations qui varie de 13 à 31% (Tableau 1a). Ce qui signifie que dans approximativement 70% des cas, nous pourrions être dans l'erreur en acceptant l'absence de corrélation entre les densités de pyrale et l'influence des caractéristiques végétales. Par contre, les densités avant extinction et après recolonisation sont positivement corrélées avec le coefficient d'isolement des parcelles d'habitat, et ce de façon hautement significative et avec une explication de la variance importante ( $r_s = 0.79$ ) (Figure 6).

L'efficacité des parasitoïdes (taux de parasitisme), n'est corrélée ni avec les caractéristiques végétales, ni avec l'isolement des parcelles, et ce pour les deux années (Tableau 1b). Pour l'année 1993, nous avons conservé uniquement les sites qui présentaient plus de 2 pyrales, et ce dans le but de ne pas biaiser le taux de parasitisme. Au même titre que précédemment, il faut être conscient de la faible puissance statistique de ces analyses avant de conclure à aucune influence des caractéristiques des parcelles sur le parasitisme.



**Figure 6** Régression entre la densité de la pyrale tubicole sur les sites expérimentaux, **A**) avant l'extinction (1992), et **B**) après recolonisation (1993), en fonction de l'isolement des parcelles. Dans les deux cas, la corrélation de rang de Spearman est hautement significative ( $r_s=0,79$ ,  $p<0,004$ ,  $n=15$ ).

#### **4. Mortalité des jeunes larves introduites sur les sites expérimentaux et témoins.**

La pyrale tubicole semble très susceptible au début de son cycle vital où environ 70% des larves sont disparues avant la formation de leur hibernacle, et ce pour les deux années (Tableau 2). Il est important de noter que la totalité des 300 larves (25 larves x 12 îles) introduites sur les sites expérimentaux en 1992 sont mortes avant de compléter leur cycle vital. Plus de 98% d'entre elles ont disparu et les 6 larves restantes furent parasitées. Les taux de mortalité sur les sites témoins ne diffèrent pas de façon significative de ceux observés sur les sites expérimentaux (Tableau 2). Les mêmes patrons de mortalité automnale et hivernale ont tendance à se répéter en 1993 (Tableau 2). De plus, les taux de mortalité sur les sites non-recolonisés en 1993 n'étaient pas significativement différents de ceux qui ont été recolonisés (ANOVA,  $F \leq 2,02$ ,  $p \geq 0,19$ ,  $n_{\text{rec.}}=7$  et  $n_{\text{non-rec.}}=5$ ). Nous avons procédé à une transformation "arcsin" avant de réaliser ces analyses de variances, pour les mêmes raisons évoquées précédemment.

**Tableau 2**

Taux de disparition des larves de pyrale tubicole introduites en 1992 et 1993 sur les sites expérimentaux et témoins, selon les différentes périodes du cycle vital de l'espèce. (voir Méthodologie, section 2.3 pour la définition des périodes)

	Expérimentaux				Témoins					
	(Moy.± é.t)				(Moy.± é.t)			F*	prob.*	
<hr/>										
<b>1992</b>										
Automnale	0.75	±	0.18	(n=12)	0.76	±	0.13	(n=20)	0.002	0.97
Hivernale	0.65	±	0.40	(n=12)	0.69	±	0.24	(n=20)	0.05	0.82
Estivale	1.00	±	-	(n=7)	0.90	±	0.21	(n=15)	1.59	0.22
Cycle complet	1.00	±	-	(n=12)	0.99	±	0.03	(n=20)	1.82	0.18
<b>1993</b>										
Automnale	0.71	±	0.06	(n=15)	0.68	±	0.13	(n=19)	0.17	0.69
Hivernale	0.60	±	0.32	(n=13)	0.52	±	0.28	(n=19)	0.80	0.38
Estivale	non-dispon.				non-dispon.			-	-	
Cycle complet	non-dispon.				non-dispon.			-	-	

\* ANOVA effectuée à partir de variables transformées en arcsinus (x).

## DISCUSSION

### 1.1 La dynamique de la pyrale tubicole et le concept de métapopulation

Hanski et Kuussaari (sous-presse), proposent quatre conditions à rencontrer pour déterminer si la distribution et la dynamique d'une espèce sur un habitat fragmenté correspondent à une véritable métapopulation. Dans un premier temps, aucune des sous-populations du système doivent être suffisamment importantes en nombre pour voir sa probabilité d'extinction négligeable et ainsi agir à titre de source persistante de colonisateurs. Dans un tel cas, la persistance du système est assurée par celle de cette "méga" sous-population et non par le processus de métapopulation (Harrison 1991). La deuxième condition précise que toutes les parcelles d'habitat doivent être potentiellement recolonisables, c'est-à dire qu'elles ne doivent pas être trop isolées d'une source de colonisateurs potentiels. La troisième condition stipule que l'espèce doit être confinée en sous-populations discrètes dans l'espace. Ceci implique que la majorité des individus de la sous-population doivent interagir à l'intérieur de la parcelle. La dernière condition avance que les fluctuations locales doivent être suffisamment asynchrones pour rendre l'extinction simultanée de toutes les sous-populations du système impossible.

#### 1.1.1 Absence de sous-population persistante

La configuration spatiale des îles sur le lac Duparquet ainsi que la présence de deux grosses îles (Mouk-Mouk et Giolet) (Figure 1) nous suggèrent un système du type île-berge où ces deux îles et les berges du lac pourraient agir à titre de réservoirs persistants de colonisateurs. Les faibles densités de pyrales tubicoles observées en 1992 sur les berges ainsi que sur les îles Mouk-Mouk et Giolet en 1993 comparativement aux densités observées sur les autres îles au même moment, semblent indiquer

que la distribution spatiale de la pyrale tubicole ressemble davantage à une métapopulation où les sources de colonisateurs sont chacune des petites populations sur les îles. Les récents travaux de Hanski et al. (1994) portent sur la dynamique de métapopulation d'un papillon diurne en Finlande *Melitaea cinxia* sur un système d'une superficie de seulement 15.5 km<sup>2</sup>. Ils arrivent à la conclusion que cette espèce persiste à long terme, sans grandes sous-populations persistantes, mais plutôt grâce à un équilibre entre les extinctions et les recolonisations subséquentes d'un ensemble de petites sous-populations comme le modèle de Levins le propose à l'origine.

#### 1.1.2 Des parcelles d'habitat potentiellement recolonisables

Les adultes de pyrales tubicoles semblent se déplacer aisément entre les îles du lac. En effet, les distances minimales d'accès pour chacune des îles varient de quelques mètres à 650m. De toutes les îles du lac, celle qui présente la plus longue distance minimale d'accès (soit 650m.) était une île expérimentale sur laquelle nous avons observé une recolonisation effective en 1993 (Figure 1). Cette observation n'exclut aucunement la possibilité que les propagules de pyrales tubicoles aient franchi ou peuvent franchir des distances supérieures à 650m. Il faut considérer que dans notre système, la matrice environnante est létale pour les individus en dispersion et nous permet ainsi une estimation conservatrice de la capacité de dispersion de la pyrale tubicole. La même expérience réalisée sur la terre ferme atténuerait davantage l'importance de l'isolement des parcelles d'habitat, conséquence d'une possibilité de dispersion par bond dans un environnement peu hostile, c'est-à-dire la végétation. La capacité de dispersion de la pyrale tubicole, une espèce nocturne, semble très comparable à celle des espèces diurnes. Hanski et Kuussaari (sous-presse), dans leur rétrospective de la littérature, rapportent les résultats d'essais de capture-marquage-recapture effectués sur 14 espèces de papillons diurnes appartenant aux familles des HesperIIDae, Pieridae,

Lycaenidae, et Nymphalidae. Ils observèrent que ces espèces, considérées comme étant sédentaires, pouvaient se disperser sur des distances maximales variant entre 0.3 à 8 km et que la colonisation était possible sur des distances allant jusqu'à 15 km.

Mais une capacité de dispersion élevée n'implique pas inévitablement un taux d'échange élevé entre les sous-populations et encore moins un succès dans le processus de recolonisation. Dans la présente étude, nous n'avons pas mesuré directement le taux de dispersion entre les parcelles, mais plutôt le succès de recolonisation puisque c'est ce résultat qui est important dans le concept de métapopulation. Par le terme "succès de recolonisation", nous sous-entendons deux variables; 1) la proportion de sites recolonisés et 2) la densité de pyrales sur les parcelles recolonisées.

Nous venons de montrer que la pyrale tubicole était capable d'atteindre l'ensemble des îles du lac. De ce fait, l'absence de recolonisation effective sur 7 des 15 sites expérimentaux n'est pas la conséquence d'un isolement infranchissable par la pyrale tubicole. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour tenter d'expliquer cette recolonisation partielle. 1) Il est possible que la dispersion soit non aléatoire; les immigrants peuvent être "attirés" vers certaines parcelles présentant des caractéristiques intrinsèques favorisant leur performance (voir section 2.1). Le système peut également présenter des couloirs de dispersion comme un alignement d'îles avec les vents dominants par exemple. 2) La mortalité peut différer entre les îles. Alors les îles montrant une recolonisation sont des îles où les facteurs de mortalité sont peu importants. Cette hypothèse est réfutée dans notre cas, car les taux de disparition des jeunes larves introduites sur les îles sont très élevés et ne diffèrent pas significativement entre les sites recolonisés et non recolonisés. 3) Il est possible également que toutes les îles aient été visitées par la pyrale, mais la probabilité d'échec dans le processus de colonisation étant dépendante de la densité initiale (nombre d'immigrants) (Ebenhard 1991), seulement les propagules supérieures à un certain seuil ont pu s'établir et ainsi présenter une sous-population en 1993. Cette



dernière hypothèse suggère la nature stochastique du processus de recolonisation ce qui pourrait favoriser l'asynchronie des fluctuations locales et, selon les modèles théoriques, contribuer à la dynamique de métapopulation.

### 1.1.3 Des sous-populations discrètes dans l'espace

La distinction fondamentale entre une véritable métapopulation et une population unique fragmentée dans l'espace, réside dans la proximité relative des sous-populations, ainsi que par la fréquence des échanges entre celles-ci (Hanski et Gilpin 1991, Harrison 1991, Taylor 1991). Comme Taylor (1991) le soulève, jusqu'à quels taux d'échanges considérons-nous un ensemble des sous-unités comme étant une simple population ? Quantifier le taux d'échange entre les sous-populations s'avère une tâche difficile lorsqu'on travaille sur une vaste échelle spatiale. Pour cette raison, il est difficile et subjectif de se prononcer sur le type d'assemblage auquel nous faisons face en milieu naturel. Hanski et Kuussaari (sous-presse) suggèrent que le concept de métapopulation demeure utile même si une vaste proportion des individus se dispersent à chaque génération, à condition que les distances franchies soient restreintes relativement à l'échelle spatiale du système.

La mortalité des larves de pyrales tubicoles sur tous les sites étant semblables (Tableau 2), les densités observées en 1993 reflètent, toute proportion gardée, le nombre d'immigrants qui ont atteint les sites recolonisés. Sachant que la fécondité des lépidoptères varient de quelques douzaines à 2000 oeufs par ponte (Emmel 1976, Veilleux et Prévost 1976), on peut considérer celles des femelles de la pyrale tubicole comme étant relativement faible (environ 100 oeufs par ponte selon Martineau 1985). En considérant cette fécondité ainsi que la forte mortalité des larves de pyrales tubicoles, il est possible de présumer qu'un nombre important d'immigrants furent nécessaires pour permettre les densités observées en 1993.

Les modèles de colonisation ainsi que les études empiriques avancent qu'une faible distance entre les parcelles d'habitat augmente la probabilité de colonisation et diminue la probabilité d'extinction via un recrutement régulier d'individus "Rescue effect" (Hanski et Gilpin 1991, Harrisson 1989, 1991, Ebenhard 1991). La corrélation positive entre les succès de recolonisation par la pyrale tubicole et l'isolement des parcelles (Figure 6b), va totalement à l'encontre des prédictions. Cette relation suggère qu'un bon nombre de pyrales tubicoles quittent la parcelle natale au stade adulte, et que celles-ci peuvent franchir des distances importantes considérant l'échelle du système étudié. Nous verrons à la section 2.1, une hypothèse tentant d'expliquer cette relation positive entre la densité de pyrale tubicole et l'isolement des parcelles d'habitat.

De plus, notre suivi annuel des 16 sous-populations témoins depuis 1991 nous laisse croire que cette capacité de dispersion est probablement sous-estimée. En effet, ce suivi nous indique que l'abondance de la pyrale tubicole sur le lac a connu une chute d'environ 0,88 ind./1000 feuilles entre les années 1992 et 1993 (Figure 3). Cette forte diminution de la population régionale, probablement attribuable aux mauvaises conditions climatiques enregistrées à l'été 1992, a pratiquement imitée l'effet de nos extinctions expérimentales. Mais en dépit de cette année difficile, la recolonisation sur les sites expérimentaux a été suffisamment importante pour qu'on observe un changement de densité entre 1992 et 1993, non pas inférieur, mais équivalent à celui des sites témoins. Ce résultat témoigne d'un taux d'échanges élevé entre les sous-populations. Il est intéressant de souligner que lorsque nous avons choisi de façon aléatoire les 16 îles témoins et les 15 sous-populations expérimentales en 1991 et 1992 respectivement, tous ces sites (à l'exception d'une petite île montrant qu'un seul bouleau) présentaient une population établie de pyrales tubicoles. Cette observation laisse croire qu'en conditions climatiques favorables, la grande majorité des habitats disponibles à la pyrale tubicole soient occupés grâce à un recrutement constant d'individus. La nature stochastique du processus de colonisation énoncé ci-haut voit son

importance atténuée lorsque le taux d'échanges est trop élevé, et tend même vers une synchronisation des fluctuations locales.

#### 1.1.4 L'asynchronie des fluctuations locales

La ressource de la pyrale tubicole, soit le bouleau à papier, étant un habitat stable pour de longues périodes, on ne peut compter sur la succession végétale pour perturber la dynamique locale des sous-populations. La fréquence des perturbations environnementales majeures (feux, chablis, sécheresses) sur les îles sont également des phénomènes peu fréquents. Pour ces raisons, il est peu probable de compter sur la stochasticité de ces événements pour assurer l'asynchronie des fluctuations locales. Si l'on se réfère au suivi des sous-populations depuis 1991, les fluctuations annuelles d'abondance sur chacune des sous-populations suggéraient que l'asynchronie semblait possible uniquement pour l'année 1991-92. Durant cette année, 11 sites augmentaient en densité tandis que cinq autres présentaient une diminution. Pour l'année 1992-93, année des conditions climatiques peu favorables, on enregistrait une diminution de la densité sur toutes les sous-populations suivies. Nos résultats ne nous permettent pas de nous prononcer de façon rigoureuse sur la nature des fluctuations locales, mais il semble que les conditions climatiques agissent à un niveau supérieur et tendent à synchroniser ces dernières. De plus, autant le modèle simpliste de Levins que les plus complexes (ex. Hanski et Gilpin 1991) s'entendent sur le fait qu'un taux d'échanges trop important entre les sous-populations tend à synchroniser les fluctuations locales. Ce qui semble être le cas pour la pyrale tubicole à l'échelle étudiée.

En résumé, la distribution spatiale et la dynamique de la pyrale tubicole rencontrent seulement les deux premières conditions d'une métapopulation, c'est-à-dire que la persistance de la pyrale tubicole, du moins à l'échelle étudiée, n'est pas assurée par la persistance d'une ou

plusieurs "méga" sous-populations. L'ensemble des parcelles d'habitat est suffisamment accessible pour permettre la recolonisation. Mais le taux élevé d'échanges entre les parcelles d'habitat, fait en sorte que la troisième condition n'est pas rencontrée, c'est-à-dire que la pyrale tubicole n'est pas confinée en sous-populations discrètes à l'échelle du système. Les observations qui nous amènent à cette conclusion sont: 1) l'importante capacité de dispersion de la pyrale tubicole à l'échelle de la fragmentation du système, 2) la capacité de la pyrale à recoloniser les sous-populations éteintes, qui est exprimée par un changement de densité équivalent sur les sites témoins et expérimentaux, et surtout 3) la relation positive entre ces densités et l'isolement des parcelles. De plus, ce taux de dispersion trop important ne nous permet pas de rencontrer la quatrième condition, soit l'asynchronie des fluctuations locales.

En plus des quatre conditions discutées jusqu'à maintenant, le modèle de Levins sous-tend qu'on doit également observer un équilibre entre le taux d'extinction et de recolonisation des parcelles du système. Dans le cadre de la présente étude, nous avons simulé l'extinction de 15 sous-populations. Nous ne connaissons pas le taux réel d'extinction du système, mais nous estimons un taux de recolonisation de 50% pour la période d'étude. Par conséquent, il est difficile de se prononcer sur une persistance à long terme du système grâce à un tel équilibre entre le taux d'extinction et de recolonisation.

La majorité des systèmes naturels étudiés jusqu'à aujourd'hui démontre une situation intermédiaire entre la structure de "véritable" métapopulation et de simple population fragmentée (voir Taylor 1991, Harrison 1991). La fréquence et l'importance des échanges entre les sous-populations de la pyrale tubicole, à l'échelle étudiée, réfèrent davantage à une seule population fragmentée où les individus sur chacune des îles, forment un dème plutôt qu'une sous-population discrète. Dans une telle structure, la dispersion prend place à une échelle supérieure de celle des événements locaux devant causer les fluctuations d'abondances (ex. le feu,

le parasitisme). Le haut taux de dispersion entre les parcelles diminue la probabilité d'extinction via le recrutement constant d'immigrants. Alors l'importance d'un équilibre entre l'extinction locale et la recolonisation comme éléments déterminants de la stabilité régionale, font place davantage aux caractéristiques des parcelles (ex. qualité et hétérogénéité de l'habitat) (Harrison 1991).

## **1.2 La relation pyrale tubicole-parasitoïdes et le concept de métapopulation**

Comme discuté jusqu'ici, la dynamique de la pyrale à l'échelle du système étudié, correspond davantage à une simple population fragmentée qu'à une métapopulation. Conséquence d'une mobilité souvent très différente entre la proie et ses ennemis naturels, une échelle spatiale non-pertinente pour observer une métapopulation d'une espèce, peut l'être pour les autres (Taylor 1991). Il nous est impossible par le biais de la présente étude, de quantifier la capacité de dispersion des parasitoïdes de la pyrale, et par conséquent de se prononcer sur la pertinence de l'échelle pour observer une métapopulation de ces derniers. Par leur nature généralistes, les parasitoïdes peuvent persister sur les parcelles sans avoir recours à la recolonisation, et ainsi diminuer leur probabilité d'extinction. La persistance de parasitoïdes généraliste explique probablement le manque de corrélation entre le taux de parasitisme et l'isolement des parcelles (Tableau 1). Cette caractéristique des parasitoïdes rend difficile l'application du principe de métapopulation.

Si la structure de l'habitat, à l'échelle étudiée, n'influence pas la dynamique des populations insulaires de la pyrale tubicole, on pourrait croire à la régularisation de la pyrale par une réponse dépendante de la densité de la part de ses ennemis naturels. Dans ce contexte de régularisation des populations, on s'attend à une augmentation du parasitisme si l'on observe une augmentation de la densité de l'hôte entre

deux générations. Pour la relation entre la pyrale tubicole et ses parasitoïdes, on observe deux résultats intéressants dans ce sens.

1) D'abord, la réponse du parasitisme relatif aux changements de densité de la pyrale tubicole, diminue sur les sites expérimentaux et augmente sur les sites témoins (Figure 4). La diminution du taux de parasitisme sur les îles expérimentales est probablement attribuable à notre échantillonnage destructif des populations de parasitoïdes en 1992 via le retrait des cocons parasités. Nous avons ainsi artificiellement diminué le potentiel du site à contrôler les immigrants. Pour limiter cette diminution artificielle du parasitisme, il serait nécessaire de relâcher les parasitoïdes après émergence ou de laisser les larves parasitées sur les sites. Pour les îles témoins, la "banque" de parasitoïdes n'a été que très peu affectée par l'échantillonnage, laissant ainsi plus d'individus pour parasiter les quelques pyrales présentes. L'augmentation du taux de parasitisme en dépit de la diminution de la densité de pyrales au même moment sur ces sites, laisse croire que les parasitoïdes ne répondent pas à une augmentation de la densité des pyrales dans le temps. Cette relation de dépendance de la densité semble être inverse. Mais le faible effectif ne nous permet pas de se prononcer de façon rigoureuse sur l'existence et la direction de cette dépendance de la densité. Le parasitisme observé sur les îles après extinction de la pyrale, suggère que certaines espèces généralistes ont pu persister dans d'autres hôtes, ou bien que les parasitoïdes ont été également capables de recoloniser ces sites. La relation positive entre les densités de pyrales sur les sites avant l'extinction (1992) et le taux de parasitisme observé sur ces mêmes sites l'année suivante, nous suggère également cette persistance d'espèces généralistes. Si le taux de parasitisme observé pour la pyrale tubicole reflète celui des autres espèces présentes dans l'habitat, cette relation reflèterait un délai dans la réponse des parasitoïdes à la densité de leurs hôtes.

2) Par contre, peu importe l'historique des îles expérimentales (avant extinction ou après recolonisation), on n'observe aucun patron qui suggère un parasitisme dépendant de la densité des sous-populations de pyrale.



Le manque de puissance statistique pour l'année 1993, conséquence de la faible réplication et de la fréquence des parasitoïdes, nous obligent à s'appuyer sur les résultats observés avant l'extinction. Somme toute, c'est à ce moment (sans perturbation) où l'on aurait pu observer le résultat d'une réponse à long terme des parasitoïdes en fonction des densités de pyrale dans l'espace.

Cette absence de réponse dépendante de la densité peut être la résultante: 1) d'une échelle expérimentale non pertinente pour observer ce phénomène (Stiling et al. 1991), 2) d'une réponse différente pour chacune des espèces de parasitoïdes (ex. l'intensité, réponse positive ou négative), alors le fait de combiner toutes ces espèces ajoute de la distorsion dans les analyses, ou 3) d'une absence de relation entre la pyrale et ses parasitoïdes. Stiling (1987) rapporte 117 études portant sur la relation entre un hôte et ses parasitoïdes. Dans la majorité des cas (52%), la relation était indépendante de la densité de l'hôte, pour seulement 25% où la relation était dépendante.

### **1.3 Conclusion**

Même si la majorité des études en nature n'apparaissent pas comme étant des évidences de métapopulation, les raisons de leur déviation du concept sont toutes aussi intéressantes et importantes (Taylor 1991). Il serait intéressant de poursuivre le suivi des sous-populations témoins et expérimentales sur une longue période afin de vérifier si la succession d'extinction et de recolonisation au sein de ces parcelles survient naturellement, et d'en établir la fréquence. En parallèle, il faut persister à utiliser une approche expérimentale si l'on veut concrètement comprendre la dynamique des populations et des communautés sur des habitats fragmentés. Il existe un important manque d'études expérimentales utilisant des espèces dont leur habitat est relativement stable sur de longue période de temps. Les études empiriques jusqu'à maintenant (exemple

Harrison et al. 1988) constatent des extinctions locales des sous-populations engendrées par une non-résistance de l'habitat à des événements fortuits (ex. sécheresse) ou bien prévisibles comme une diminution de la qualité de l'habitat due à la succession végétale.

## **2.1 L'hypothèse de concentration des ressources: la réponse de la pyrale tubicole**

Dans la section précédente, nous avons démontré que la distribution et la dynamique de la pyrale tubicole à l'échelle du lac, correspondent à une seule population fragmentée. Les densités observées sur les parcelles expérimentales reflètent probablement une réponse de la pyrale tubicole aux caractéristiques de l'habitat, comme peut le concevoir le principe de quête de la nourriture. C'est pourquoi, nous nous intéresserons dans la présente section à la réponse de la pyrale tubicole et de ses ennemis naturels aux caractéristiques des parcelles de l'habitat.

Les densités de pyrales tubicoles sur les îles l'année de l'extinction (1992) et après la recolonisation (1993), sont très significativement corrélées (Figure 5). Cette relation nous suggère que la "qualité" des parcelles d'habitat diffère considérablement et que certaines îles offrent des caractéristiques favorisant la performance de leur sous-population établie ou leur recolonisation. Selon l'hypothèse de concentration des ressources, les caractéristiques de l'habitat, soit une parcelle de grande superficie montrant une grande quantité de ressources, ainsi qu'une végétation homogène, devraient favoriser le succès de recolonisation et la performance du phytophage (Root 1973). Dans le cas de la pyrale tubicole, aucune de ces caractéristiques de l'habitat ne semblent expliquer ni la performance des sous-populations préétablies (densités de 1992) ni le succès de recolonisation (densités de 1993) sur les îles (Tableau 1).

Dans une rétrospective de la littérature, Kareiva (1983) nous démontre que la réponse des insectes phytophages à ces caractéristiques de



l'habitat est très variable et ne supporte pas toujours les prédictions. Par exemple, sur 13 expériences (dont cinq impliquant des lépidoptères) visant à démontrer qu'une augmentation de densité de la plante hôte entraînerait une augmentation de la population du phytophage, seulement deux de ces études allaient dans ce sens, et neuf démontraient une diminution d'abondance de l'insecte.

Il faut garder à l'esprit que cette hypothèse de concentration des ressources fut proposée et principalement testée en agroécosystème. Lorsqu'on travaille dans des systèmes naturels, il est difficile de dissocier ces caractéristiques végétales et de pondérer l'importance relative de celles-ci, comme on peut le faire en milieu agricole (monoculture vs polyculture) ou en plantation forestière (Kareiva 1983). Notre dispositif expérimental étant à l'origine prévu pour vérifier le concept de métapopulation, nous avons choisi des îles de faible superficie pour qu'il soit possible de réaliser l'extinction de la pyrale tubicole sur celles-ci. Mais l'inconvénient d'utiliser ces petites îles pour tester l'hypothèse de concentration des ressources, est que la structure et la composition végétale de celles-ci sont relativement semblables. Il est possible que notre incapacité à valider ou infirmer l'hypothèse de concentration des ressources en ce qui a trait aux caractéristiques végétales, soit attribuable simplement au manque de variabilité de ces caractéristiques entre les parcelles d'habitat. Par exemple, notre indice d'hétérogénéité d'habitat (Surface terrière relative du bouleau) varie de 2% à 30%. Les résultats obtenus ne signifient pas que ces caractéristiques de l'habitat ne sont pas importantes pour la performance de la pyrale tubicole, mais plutôt que celles-ci ne se distinguent pas suffisamment entre les parcelles pour que l'on puisse observer leurs influences. Étant donnée la faible puissance statistique de ces analyses (Tableau 1), il nous est difficile de distinguer si effectivement il n'y a pas d'influence des caractéristiques végétales sur la réponse de la pyrale tubicole. Les analyses non-paramétriques étant habituellement plus puissantes que leurs homologues paramétriques (Cohen 1988), nous avons tout de même confiance aux résultats obtenus.

Il est également possible que l'influence potentielle de la concentration des ressources agisse à une échelle plus grande que celle étudiée, surtout lorsque l'espèce est très mobile. Marino et Cornell (1992), ont vérifié de façon expérimentale le comportement de dispersion d'un phytophage (Diptera: *Phytomyza ilicicola*) spécialiste du houx et si ce comportement était altéré par la concentration des ressources. Ils arrivent à la conclusion que cette espèce est suffisamment mobile pour choisir ses plantes hôtes autant à l'intérieur qu'entre les habitats.

L'isolement tant qu'à lui devrait agir à titre de barrière à la dispersion, diminuant ainsi les probabilités de colonisation sur les sites les plus isolés. Dans le même ordre d'idées, les îles peu isolées devraient présenter des densités plus élevées témoignant d'un recrutement plus important d'individus. Cependant, les densités des sous-populations de pyrales autant avant l'extinction qu'après recolonisation s'avèrent positivement corrélées avec l'isolement des parcelles, et ce de façon très significative (Figure 6).

Cette "préférence" pour les habitats isolés est observée chez d'autres espèces de lépidoptères (Mackay et Singer 1982, Cromartie 1975) et d'autres ordres d'insectes (ex. Charançon, Mistic et Mitchell 1966). Mackay et Singer (1982) ont démontré que le risque qu'un plant de *Panicum* sp. isolé reçoit la visite d'une femelle d'*Euptychia libye* (Lepidoptera: Nymphalidae) est plus élevé que si ce même plant se trouvait à l'intérieur d'un bosquet. Ce patron n'est pas attribuable à une préférence active des femelles pour ce plant, mais bien à l'initiation d'une recherche aléatoire après chaque oviposition. Les autres plants du bosquet évitent alors la ponte puisqu'ils se retrouvent à l'intérieur de la distance minimale que franchira la femelle avant de pondre sur un nouveau plant. Il est possible que les femelles de pyrale tubicole répondent de cette façon. Les îles qui se trouvent isolées ont plus de chances de se trouver à l'extérieur du rayon minimal que les femelles parcourront pour pondre leurs oeufs.

À la section 1.1.2, plusieurs scénarios furent évoqués dans le but d'expliquer le patron de recolonisation observé. En plus de ces derniers,

nous suggérons ici une autre hypothèse pour tenter d'expliquer la relation positive entre les densités observées et l'isolement des sites. Supposons un système où la dispersion est massive et aléatoire au début. Les immigrants à la recherche d'habitats amorcent leur descente. Il est possible que ceux-ci, ayant atteint une certaine distance, peuvent discriminer les habitats (îles) du milieu hostile (eau). C'est ainsi que les adultes au lieu de périr à l'eau se dirigent vers l'île la plus près. Plus une île se trouve isolée, plus elle recueille un grand nombre d'immigrants. En présumant que la mortalité est relativement "constante" sur toutes les îles, celles ayant reçues un grand nombre d'immigrants présenteront de fortes densités à la génération subséquente. Il est difficile de se prononcer sur les événements responsables du patron observé, sans posséder des connaissances sur le comportement de ponte de l'espèce.

## **2.2 L'hypothèse des ennemis naturels: la relation entre la pyrale tubicole et ses parasitoïdes**

Puisque la pyrale tubicole semble être "attirée" par les parcelles d'habitat isolées, il devient intéressant de savoir comment cette distribution spatiale influencera la performance de ses ennemis naturels. Selon l'hypothèse des ennemis naturels, les grandes parcelles et l'hétérogénéité de la végétation permettent de maintenir une plus grande abondance et diversité d'ennemis naturels. Mais la diversité végétale peut également diminuer l'efficacité de ces derniers par interférence lors de la recherche de l'hôte (Sheehan 1986).

Dans le cas de la pyrale, le taux de parasitisme ne semble être influencé ni par les caractéristiques végétales, ni par l'isolement des parcelles (Tableau 1). En plus des faibles fréquences de parasitoïdes, les mêmes raisons évoquées dans la réponse de la pyrale aux caractéristiques de l'habitat (ex. le faible gradient de diversité végétale entre les parcelles), s'applique ici pour expliquer notre manque de puissance statistique.

D'autres études ont observé un effet négligeable des ennemis naturels sur la densité de certaines populations d'herbivores (Russell 1989, Stiling 1987, Risch et al. 1983, Thomas et al. 1992). Russell (1989) rapporte 18 études qui cherchaient à tester l'efficacité des ennemis naturels en fonction des caractéristiques végétales de l'habitat. De ces 18 expériences, seulement 9 démontrent un taux de prédation plus élevé dans des habitats divers.

### **2.3 Conclusion**

En conclusion, il semble difficile de tirer des généralisations en ce qui a trait à l'hypothèse de concentration des ressources, et ce même dans des agroécosystèmes (Russell 1989, Kareiva 1983, Risch et al. 1983). C'est pourquoi il est intéressant et nécessaire de poursuivre des études expérimentales dans des systèmes naturels, et davantage en milieu forestier. Les résultats de telles expériences couplées avec des études du comportement de l'insecte (capacité de dispersion, recherche et choix de la plante hôte, patron de ponte, etc.), nous permettront une meilleure compréhension des mécanismes régissant l'abondance des phytophages en milieu naturel.

## CONCLUSION GÉNÉRALE ET AUTRES COMMENTAIRES

La dynamique de la pyrale tubicole, à l'échelle du système, ne supporte pas ou seulement qu'en partie les concepts étudiés, mais les résultats obtenus n'en sont pas moins intéressants. La capacité de dispersion et le taux d'échanges entre les populations insulaires du lac Duparquet, permettent à la pyrale tubicole de (re)coloniser rapidement les parcelles d'habitat. Ce taux d'échanges est trop important, et ce même à la vaste échelle spatiale du système étudié, pour permettre une dynamique de métapopulation. La dynamique de la population de pyrales étudiée semble être davantage celle d'une population unique distribuée sur un habitat fragmenté, que celle d'une métapopulation. Étant donné leur nature polyphage, le concept de métapopulation ne semble également pas applicable aux parasitoïdes de la pyrale tubicole. Par contre, il est probable qu'une relation inverse dépendante de la densité existe entre la pyrale tubicole et ses parasitoïdes.

La possibilité que la population de pyrales tubicoles au lac Duparquet fasse partie d'une métapopulation agissant à une échelle plus vaste que celle du lac, n'est pas écartée. Mais la question importante qu'il faut envisager est; "Dans une optique de conservation ou de stabilisation d'une espèce, qu'elle est l'échelle spatiale pertinente pour observer une métapopulation ?" Si la superficie du lac (50 km<sup>2</sup>) n'est pas suffisante pour la métapopulation d'un petit papillon comme la pyrale, quelle superficie sera nécessaire pour une espèce très mobile ?

Comme pour le concept de métapopulation, la dynamique de la pyrale tubicole ne semble pas être expliquée par l'hypothèse de la concentration des ressources ou celles des ennemis naturels. Aucune des caractéristiques végétales des parcelles étudiées ne semblent influencer ni la densité des pyrales tubicoles ni celles de ses parasitoïdes, comme le prévoit ces hypothèses. Le cas de la pyrale tubicole n'est pas une exception à ces hypothèses, puisqu'il existe peu d'évidence de celles-ci dans la littérature. Mais un résultat, pour le moins étonnant, se dégage de

notre étude; la densité et le succès de recolonisation de la pyrale tubicole augmentent avec l'isolement des parcelles d'habitats.

La persistance de la pyrale tubicole sur le lac Duparquet, peu importe les mécanismes qui en sont responsables, est favorable pour la dynamique de la communauté d'insectes phytophages du bouleau. Il existe une interaction positive entre la pyrale tubicole et les autres espèces appartenant à la guildes des "lieux de feuilles" (Cappuccino 1993). Le développement larvaire de ces espèces nécessite la construction d'un abri. Ces larves utilisent les abris de la pyrale tubicole formés tard dans la saison, tandis que la pyrale utilise les abris de ces derniers construits en début de saison. Il a été démontré que la diminution d'abris de la pyrale tubicole (diminution d'abondance) entraînait une diminution subséquente de toute la guildes (Cappuccino et Martin 1994).

On perçoit toujours la fragmentation de l'habitat de façon négative. On voit par la fragmentation, l'extinction d'espèces, la diminution de la quantité d'habitats disponibles et la diminution de la qualité de ces habitats. Mais la réponse positive de la pyrale à l'isolement des parcelles, les densités légèrement plus élevées sur les petites îles, et une réponse positive à l'effet de bordure (Résultats non publiés), suggèrent que cette espèce tire avantage de la fragmentation de son habitat. Une autre de ces espèces, qui semble bénéficier de la fragmentation de leur milieu, est la livrée des forêts (*Malacosoma distria*). Il fut démontré que les épisodes et l'intensité des épidémies de la livrée augmentaient avec la fragmentation des forêts en Ontario (Roland 1993).

La fragmentation de la végétation toujours grandissante sur le territoire est une réalité. La compréhension des mécanismes régissant la dynamique des populations et communautés sur ces habitats fragmentés est par conséquent très importante. Cette compréhension nous permettra une gestion plus efficace de nos habitats forestiers peu importe l'objectif

convoité, soit le maintien des espèces nuisibles en deçà d'un seuil économique, ou bien pour la conservation d'espèces rares.

## BIBLIOGRAPHIE

- Andrewartha, H.G., et L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago, Illinois: Presse de l'Université de Chicago.
- Bach, C.E. 1980. Effects of plant diversity and time of colonization on an herbivore-plant interaction. *Oecologia*, 44, p.319-326.
- Bergeron, Y., et M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio*, 79, p.51-63.
- Bergeron, Y., et J. Brisson. 1990. Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species' range. *Ecology*, 71, p.1352-64.
- Brown, J.H., et A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effects of immigration on extinction. *Ecology*, 58, p.445-449.
- Cain, M.L., J. Eccleston, et P.M. Kareiva. 1985. The influence of food plant dispersion on caterpillar searching success. *Ecol. Entomol.*, 10, p.1-7.
- Cappuccino, N. 1993. Mutual use of leaf-shelters by lepidopteran larvae on paper birch. *Ecol. Entomol.*, 18, p.287-292.
- Cappuccino, N., et M.A. Martin. Eliminating early-season leaf-tiers of paper birch reduces abundance of mid-summer species. *Ecol. Entomol.*, 19, p.399-401.
- Cohen, J. 1988. Statistical power analysis for the behavioral sciences, 2e éd. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates, Inc., 567 p.
- Crespi, B.J., et P.D. Taylor. 1990. Dispersal rates under variable patch density. *Am. Nat.*, 135(1), p.48-62.
- Cromartie, W.J. 1975. The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. *J. Appl. Ecol.*, 12, p.517-533.
- Cromartie, W.J. 1981. «The environmental control of insects using crop diversity». In *Handbook of pest Management*, D. Pimentel éd., p. 223-251. Boca Raton, Floride: Chemical Rubber Company in Agriculture.
- Crowley, P.H. 1981. Dispersal and the stability of predator-prey interactions. *Am. Nat.*, 118(5), p.673-694.



- Daviault, L. 1935. Contribution à l'étude des insectes du bouleau. Montréal, Qué.: Inst. Biol. Univ. Montréal. Cont. #1., 136 p.
- DeAngelis, D.L., et J.C. Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.*, 57(1), p.1-21.
- Ebenhard, T. 1991. «Colonization in metapopulations: a review of theory and observations». In *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigation*, M. Gilpin et I. Hanski eds., p.105-121. London, England: Academic Press.
- Emmel, T.C. 1976. Butterflies: their world, their life cycle, their behavior. London: Thames and Hudson. 244p.
- Fahrig, L., et M. Gray. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66(6), p.1762-1768.
- Fahrig, L., et J. Paloheimo. 1988. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology*, 69(2), p.468-475.
- Gauld, I.D., et B. Bolton. 1988. The hymenoptera, I. Gauld et B. Bolton eds. Oxford: Oxford Univ. Press. 332 p.
- Gill, D.E. 1978. The metapopulation ecology of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecol. monog.*, 48, p.145-166.
- Gurney, W.S.C., et R.M. Nisbet. 1978. Predator-prey fluctuations in patchy environments. *J. Anim. Ecol.*, 47, p.85-102.
- Hanski, I., et M. Gilpin. 1991. «Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain». In *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigation*, M. Gilpin et I. Hanski eds., p.3-16. London, England: Academic Press.
- Hanski, I., M. Kuussaari, et M. Nieminen. 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 75(3), p.747-762.
- Hanski, I., et M. Kuussaari. sous-presse. «Butterfly metapopulation dynamics». In *Population dynamics: new approaches and synthesis*, N. Cappuccino et P.W. Price eds., San Diego: Academic Press.
- Harrison, S., D.D Murphy, et P.R. Ehrlich. 1988. Distribution of the Bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: Evidence for a metapopulation model. *Am. Nat.*, 132(3), p.360-382.

Harrison, S. 1989. Long-distance dispersal and colonization in the Bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*. *Ecology*, 70(5), p.1236-1243.

Harrison, S. 1991. «Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation». In *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigation*, M. Gilpin et I. Hanski éds., p.73-88. London, England: Academic Press.

Hasting, A., et C.L. Wolin. 1989. Within-patch dynamics in a metapopulation. *Ecology*, 70(5), p.1261-1266.

Hasting, A. 1990. Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology*, 71(2), p.426-428.

Hasting, A. 1991. «Structured models of metapopulation dynamics». In *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigation*, M. Gilpin et I. Hanski éds., p.57-71. London, England: Academic Press.

Huffaker, C.B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27, p.343-383.

Karban, R., et R.E. Ricklefs. 1983. Host characteristics, sampling intensity and species richness of Lepidoptera larvae on broad-leaved trees in southern Ontario. *Ecology*, 64, p.636-641.

Kareiva, P. 1983. «Influence of vegetation texture on herbivore populations: Resource concentration and herbivore movement». In *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*, R.F. Denno et M.S. McClure éds., p.259-289. New York: Academic Press.

Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature*, vol.326, p.388-390.

Kimmins, J.P. 1987. *Forest ecology*. New York: McMillan. 531 p.

Krombein, K.V., P.D. Hurd et D.R. Smith. 1979. *Catalog of hymenoptera in American north of Mexico*. Washington: Smithsonian Institution Press. 2209 p.

Lawton, J.H., et D.R. Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.*, 118(3), p.317-338.

Leduc, A. 1993. «Analyse des composantes structurales d'un paysage agro-forestier: une approche cartographique à l'étude des effets du morcellement de la forêt», p.93-129. Thèse de doctorat, Montréal, Université du Québec à Montréal, In Biogéographie régionale: problèmes, méthodes et application, 164 p.

Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. Entomol. Society Am., 15, p.237-240.

Levins, R. 1970. «Extinction». In Some mathematical problems in biology, M. Gerstenhaber éd., p.77-107. American Mathematical Society. Providence, Rhode Island.

Litsinger, J.A., V. Hasse, A.T. Barrion, et H. Schmutterer. 1991. Response of *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae) to intercropping. Env. Entomol., 20(4), p.988-1004.

Mackay, D.A., et M.C. Singer. 1982. The basis of an apparent preference for isolated host plants by ovipositing *Euptychia libye* butterflies. Ecol. Entomol., 7, p.299-303.

Marino, P.C., et H.V. Cornell. 1992. Adult movement of the native holly leafminer, *Phytomyza ilicicola* Loew (Diptera: Agromyzidae): Consequences for host choice within and between habitats. Oecologia, 92, p.76-82.

Mistic, W.J., et E.R. Mitchell. 1966. Attractiveness of isolated groups of cotton plants to migrating boll weevils. J. Econ. Entomol., 59(1), p.39-41.

Martineau, R. 1985. Insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Marcel Broquet éd. Laprairie, Québec: 283p.

Morrison, G., et P. Barbosa. 1987. Spatial heterogeneity, population "regulation" and local extinction in simulated host parasitoid interactions. Oecologia, 73, p.609-614.

Murdoch, W.W., J. Chesson, et P.L. Chesson. 1985. Biological control in theory and practice. Am. Nat., 125(3), p.344-366.

Myers, J.H. 1987. «Population outbreaks of introduced insects: lessons from the biological control of weeds». In Insect outbreaks, P. Barbosa et J.C. Schultz éds. p.173-190. Academic Press Inc. 578p.

Pacala, S.W., M.P. Hassell, et R.M. May. 1990. Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature*, 344, p.150-153.

Pimentel, D., W.P. Nagel, et J.L. Madden. 1963. Space-time structure of the environment and the survival of parasite-host systems. *Am. Nat.*, 97, p.141-166.

Potvin, C., et D.A. Roff. 1993. Distribution-free and robust statistical methods: viable alternatives to parametric statistics? *Ecology*, 74(6), p.1617-1628.

Reeve, J.D. 1988. Environmental variability, migration, and persistence in host-parasitoid systems. *Am. Nat.*, 132, p.810-835.

Reeve, J.D. 1990. Stability, variability, and persistence in host-parasitoid systems. *Ecology*, 71(2), p.422-426.

Risch, S.J., D. Andow, et M.A. Altieri. 1983. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions, and new research directions. *Environ. Entomol.*, 12, p.625-629.

Risch, S.J. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology*, 62(5), p.1325-1340.

Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.*, 43, p.95-124.

Roland, J. 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia*, p.25-30.

Russell, E.P. 1989. Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environ. Entomol.*, 18(4), p.590-599.

Sheehan, W. 1986. Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review. *Environ. Entomol.*, 15, p.456-461.

Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaétan Morin éd. Boucherville, Québec: 850 p.

Stiling, P.D. 1987. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology*, 68(4), p.844-856.

Stiling, P., A. Throckmorton, J. Silvanima, et D.R. Strong. 1991. Does spatial scale affect the incidence of density dependence? A field test with insect parasitoids. *Ecology*, 72(6), p.2143-2154.

Tahvanainen, J., et R.B. Root. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10, 321-346.

Taylor, A.D. 1988. Parasitoid competition and the dynamics of host-parasitoid models. *Am. Nat.*, 132, p.417-436.

Taylor, A.D. 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. *Ecology*, 71(2), p.429-433.

Taylor, A.D. 1991. «Studying metapopulation effects in predator-prey systems». In *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigation*, M. Gilpin et I. Hanski éds., p.305-323. London, England: Academic Press.

Thomas, M.B., S.D. Wratten, et N.W. Sotherton. 1992. Creation of "island" habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *J. Appl. Ecol.*, 29, p.524-531.

Veilleux, C. et B. Prévost. 1976. *Les papillons du Québec*. Montréal: Les Éditions de l'Homme. 142 p.

Walde, S.J. 1991. Patch dynamics of a phytophagous mite population: effect of number of subpopulations. *Ecology*, 72(5), p.1591-1598.

## Annexe 1

Parasitoïdes observés chez la pyrale tubicole du bouleau (*Acrobasis betulella* Hulst.) sur les sites expérimentaux en 1992 et en 1993

### Famille: Ichneumonidae

Sous-Famille	Espèce	Type	92	93
Ichneumoninae	<i>Itopectis conquisitor</i> (Say)	Polyphage	X	X
Ichneumoninae	<i>Phaeogenes phycidis</i> (Ashmead)	Polyphage	X	
Campopleginae	sp.	Polyphage	X	X
Ctenopelmatinae	sp.	Polyphage	X	

### Famille: Braconidae

Sous-Famille	Espèce	Type	92	93
Macrocentrinae	<i>Macrocentrus instabilis</i> (Mues.)	Polyphage	X	
Blacinae	<i>Microtypus wesmaelii</i> (Ratzburg)	Polyphage	X	X
Cheloninae	<i>Phanerotoma</i> sp.	Polyphage	X	X
Meteorinae	<i>Meteorus</i> sp.	Polyphage	X	
Agathidinae	<i>Earinus zeirapherae</i> (Walley)	Polyphage	X	
Agathidinae	<i>Microdus calcaratus</i>	Polyphage	X	

### Famille Pteromalidae

Sous-Famille	Espèce	Type	92	93
Pteromalinae	<i>Pteromalus</i> sp.	Polyphage	X	X